سلسلة تربية محاصيل الخضر

تربية البطاطس

تأليف

أ.د. أحمد عبد المنعم حسن

أستاذ الخضر

كلية الزراعة – جامعة القاهرة

تربية البطاطس

حسـن، أحمد عبد المنعم
تربية البطاطس/ تأليف أحمد عبد المنعم حسـن.
ط١.- القاهرة: - ٢٠٢٠ م
ص, ١٧ × ٢٤- (سلسلة تربية محاصيل الخضر).
١. تربية الخضر
٢. البطاطس
أ. العنوان

الطبعة الأولى
١٤٤١هـ - ٢٠٢٠م

المقدمـــة

بفضل من الله سبحانه وتعالى، أُقدم للقارئ العربى هذه الإضافة الجديدة لسلسلة "تربية محاصيل الخضر" حول "تربية البطاطس" يشتمل هذا الكتاب — الذى يُعد الأول فى موضوعه باللغة العربية — على خمسة عشر فصلاً تتناول الموضوع من كافة الوجوه التى يهتم بها المربى سواء أكان باحثًا، أم دارسًا، أم مُعلِّمًا.

تتضمن الفصول الأربعة الأولى ما يمكن اعتباره أساسيات تربية البطاطس، حيث تتناول نشأة وموطن البطاطس ووضعها التقسيمى واستئناسها وتاريخ زراعتها (الفصل الأول)، والجيرمبلازم وأنواع الجنس *Solanum* ومصادر الصفات الهامة فى مختلف الأنواع (الفصل الثانى)، والتهجينات النوعية وتحديات إجرائها ووسائل تذليل عقباتها (الفصل الثالث)، وتداول البطاطس لأجل إجراء التلقيحات (الفصل الرابع).

ويلى ذلك شرح للطرق المستخدمة فى تربية البطاطس (الفصل الخامس)، والتقدمات فى دراسات بيوتكنولوجيا المحصول التى تهم المربى (الفصل السادس).

وتبدأ أوجه التربية المختلفة بشرح لجهود التربية فيما يتعلق بنمو وتطور المحصول، وتحمل مختلف ظروف الشدِّ البيئى، والتوافق مع طرق وظروف الإنتاج (الفصل السابع)، ثم التربية لأجل تحسين المحصول وصفات الجودة (الفصل الثامن).

وحظيت جهود التربية لمقاومة مختلف الأمراض والآفات بالجزء الأكبر من الكتاب؛ حيث شملت التربية لمقاومة أمراض النمو الخضرى الفطرية (الفصل التاسع)، وأمراض الجذور والدرنات الفطرية (الفصل العاشر)، والأمراض البكتيرية (الفصل الحادى عشر)، والفيروسية (الفصل الثانى عشر) والنيماتودية (الفصل الثالث عشر)، والتربية لمقاومة الحشرات (الفصل الرابع عشر، والتربية للمقاومة المتعددة للأمراض (الفصل الخامس عشر).

أ.د. أحمد عبد المنعم حسن

أستاذ الخضر

كلية الزراعة — جامعة القاهرة

محتويات الكتاب

الصفحة

الصفحة

الفصل الرابع

الفصل الخامس

الصفحة

الفصل السادس

الصفحة

الصفحة

الصفحة

الصفحة

الصفحة

الصفحة

الصفحة

الصفحة

الفصل الأول

مقدمـــات

نشأة وتطور البطاطس والأنواع البرية القريبة منها

يضم الجنس *Solanum* – الذى تنتمى إليه البطاطس (*S. tuberosum*) – نحو ٢٠٠٠ نوع، منها نحو ٢٠٠ نوع فقط تكون درنات، ومعظمها — أى معظم الأنواع التى تكون درنات — ثنائية التضاعف. وتنمو غالبية أنواع الجنس — بريًّا — فى جبال أمريكا الوسطى وأمريكا الجنوبية. فتنمو معظم الأنواع الثنائية (٢ن = ٢س = ٢٤) — التى نشأت منها البطاطس المزروعة — فى منطقة من أمريكا الجنوبية تمتد حتى خط عرض ٤٥ ْم جنوبًا. وتنمو فى منطقة أخرى من أمريكا الوسطى وأمريكا الجنوبية — تمتد حتى خط عرض ٤٠ ْم شمالاً — أنواع أخرى ثنائية، والأنواع الرباعية الهجينية، والسداسية الهجينية (٢ن = ٢٤، و٤٨، و٧٢ كروموسومًا على التوالى)؛ وهى أنواع لم يكن لها شأن يذكر بتطور البطاطس المزروعة، إلا أن بعضها استخدم فى برامج تربية البطاطس لتحسين المحصول فى صفات معينة. وتحتوى معظم الأنواع البرية التى تكون درنات على كميات سامة من بعض الأكالويدات الاستيرودية Steroidal Alkaloides.

وقد عُرِف — حتى عام ١٩٩٨ — ٢٣٥ نوعًا بريًّا، وثمانى أنواع منزرعة من الجنس *Solanum*، فضلاً عن آلاف من السلالات البرية والأصناف المحلية. وتحتفظ سبعة بنوك جيرمبلازم حول العالم بنحو ١٣١٣٧ سلالة برية، وحوالى ٣٥٠٠ صنف وسلالة محلية من أمريكا اللاتينية. وبالرغم من ضخامة تلك الأعداد، فإنها بعيدة كل البعد عن تمثيل الجيرمبلازم المتنوع المتوفر فى مناطق انتشاره بأمريكا الوسطى وأمريكا الجنوبية، كما أن استغلال ما هو مُتاح بالفعل فى بنوك الجيرمبلازم هذه فى التربية مازال قاصرًا على عدد محدود من أنواع الجنس *Solanum* المكونة للدرنات (عن Humán ١٩٩٨).

ويُعتقد بأن البطاطس المزروعة *S. tuberosum* الرباعية التضاعف نشأت إما بحدوث تضاعف لأنواع مزروعة ثنائية التضاعف، وإما نتيجة لحدوث تلقيح بين نوعين ثنائيا التضاعف، تلاه حدوث تضاعف كروموسومى، ويُعتقد بأن هذين النوعين هما: *S. stenotomum* والنوع البرى الذى ينمو كحشيشة *S. sparsipilum*.

ويعتقد بأن تلك النشأة حدثت فى المكسيك، وهى التى يكثر فيها تواجد الأنواع البدائية ذات رقم توازن الإندوسيرم ١ (عن Hermanová وآخرين ٢٠٠٧).

هذا.. ولا يزيد عدد الأنواع البرية — التى لها علاقة بتطور البطاطس المزروعة — على عشرة أنواع؛ منها ثمانية أنواع تكون درنات، وتزرع على نطاق تجارى فى أمريكا الجنوبية؛ وهى كما يلى:

١- أنواع ثنائية: *S. phureja*، و *S. stenotomum*، و *S. goniocalyx*، و *S. ajanhuiri*.

٢- أنواع ثلاثية: *S. chaucha*، و *S. juzepczukii*.

٣- أنواع رباعية: *S. tuberosum* ssp. *andigena*.

٤- أنواع خماسية: *S. curtilobum*.

ومن المعتقد أن الأصل المباشر للبطاطس الرباعية التضاعف المزروعة *S. tuberosum* ssp. *tuberosum* هو تحت النوع الرباعى *S. tuberosum* ssp. *andigena*. وبرغم أنه لم يدخل فى الزراعة — فى بداية الأمر — سوى عدد قليل من التراكيب الوراثية لتحت النوع الأخير.. إلا أن أصنافًا كثيرة من البطاطس — ذات درجات مختلفة من التأقلم على ظروف بيئية متباينة — نتجت من هذا العدد المحدود من هذه التراكيب الوراثية (Hersmen ١٩٨٧).

ويُبين جدول (١-١) تقسيمًا لأنواع البطاطس الهامة حسب مستوى التضاعف لكروموسوماتها.

جدول (١-١): تقسيم البطاطس المعروفة (عن **Tarn** وآخرين **١٩٩٢**).

النوع (تقسيم **Hawkes ١٩٩٠**)	التضاعف	النوع والمجموعة (تقسيم **Dodds ١٩٦٢**)	
S. ajanhuiri	٢ س	Stenotomum	*S. tuberosum*
S. stenotomum	٢ س		
S. phureja	٢ س	Phureja	
S. chaucha	٣ س	Chaucha	
S.tuberosum ssp. *andigena*	٤ س	Andigena	
S. tuberosum ssp. *tuberosuom*	٤ س	Tuberosum	
S. juzepczukii	٣ س		*S. juzepczukii*
S. curtilobum	٥ س		*S. curtilobum*

الاستئناس

تاريخ الاستئناس

من المعتقد أن استئناس البطاطس (أى زراعتها بمعرفة الإنسان) بدأ فى منطقة بحيرة تتيكاكا Titicaca فى مرتفعات بوليفيا وبيرو، وهى منطقة تنتشر فيها الأنواع الثنائية والرباعية المزروعة والبرية. وقد حلَّت الأنواع الرباعية المزروعة محل الأنواع الثنائية فى هذه المنطقة، وتعرف هذه الطرز الرباعية باسم *S. andigena* أو *S. tuberosum* ssp. *andigena*، وتندرج تحت Group Andigena، وجميعها متضاعفة ذاتيًّا (رباعية التضاعف)، ومتوافقة ذاتيًّا، وغنية بالاختلافات الوراثية، ولا تتحمل التربية الداخلية (Simmonds ١٩٧٦).

وعقب اكتشاف الأمريكتين.. أُدخلت فى الزراعة بأوروبا وأمريكا الشمالية أصناف من تحت النوع *S. tuberosum* ssp. *tuberosum* من شيلى، وأصناف أخرى من تحت النوع *S. tuberosum* ssp. *andigena* من كل من بيرو وبوليفيا.

وتُعد مناطق جبال الإنديز بأمريكا الجنوبية. خاصة بيرو وبوليفيا — موطن البطاطس وجرى استئناسها فيها، وتلك هى المنطقة التى يوجد فيها أكبر قدر من التباينات

الوراثية. وعلى الرغم من تواجد عديد من الأنواع البرية فى المكسيك وأمريكا الوسطى إلا إنها لم تُستأنس أبدًا فى الزراعة. ويبدو أن طُرز *S. tuberosum* التى استوطَنت فى تلك المنطقة جاءت من أمريكا الجنوبية فى وقت مبكر (Opena ١٩٩٠).

وكما أسلفنا.. حدث معظم الاستئناس للبطاطس فى جبال الأنديز Andes بأمريكا الجنوبية، حيث اشتُق اسم البطاطس Andes من كلمة Quechua لمصاطب الزراعة الحقلية فى الجبال field terraces (عن Bemberg & del Rio ٢٠٠٥).

ومن المعتقد بأن عددًا قليلاً من أنواع الجنس *Solanum* البرية المكونة للدرنات– والبالغة ٢٢٨ نوعًا – هو الذى تضمنته عملية الاستئناس المبكرة فى الإنديز، وربما كانت جميعها أنواع شديدة القرابة، وتتلقح فيما بينها من Series Tuberosa.

وبالمقارنة بالأنواع البرية، فإن البطاطس المزروعة نشأت فى ظل ظروف محدودة المدى من الظروف البيئية فى مناطق باردة. ونتيجة لذلك.. فإنها لم تكن غالبًا قادرة على مقاومة الأمراض والآفات فى المدى الجغرافى الواسع الذى نُقلت إليه للزراعة فيه (عن Bradshaw وآخرين ٢٠١٠).

دور الاستئناس فى ظهور الأنواع الهامة

حدث أن استُئنست أنواع قليلة من الجنس *Solanum* المكونة للدرنات والتى تتلقح فيما بينها، وذلك فى الإنديز بكلٍ من جنوب بيرو وشمال بوليفيا منذ أكثر من ٧٠٠٠ سنة. وكانت النتيجة ظهور النوع ثنائى التضاعف *S. stenotomum*، وهو الذى يُعرف – كذلك – كطراز من *S. tuberosum* (هو: Group Stenotomum)، وهو الذى جاء منه أنواع ثنائية أخرى، منها *S. phureja* (أو Group Phureja)، والبطاطس الرباعية *S. tuberosum* subsp. *andigena* (أو Group Andigena)، والبطاطس الرباعية *S. tuberosum* subsp. *tuberosum* (أو Group Tuberosum). وقد أصبحت البطاطس الـ Andigena الطراز الأكثر انتشارًا فى أمريكا الجنوبية.

انتُخبت البطاطس الـ Tubeosum من الطرز الـ Andigena لتكوين الدرنات فى ظروف النهار الطويل فى شيلى؛ ولذا.. فإنه يُشار إليها بالاسم Chilean Tubersum (Hosaka وآخرون ٢٠١٨).

وقد انتخبت البطاطس الـ Phareja من البطاطس الـ Stenotomum لأجل انعدام سكون الدرنات وسرعة تكوين الدرنات؛ حتى يمكن زراعة البطاطس ثلاث مرات كل سنة فى الأودية المنخفضة الدافئة من الإنديز (Bradshaw & Ramsay ٢٠٠٥).

تاريخ زراعة البطاطس فى أوروبا وباقى أرجاء العالم

نقلت البطاطس من موطنها الأصلى فى أمريكا الجنوبية إلى أوروبا بواسطة مستكشفى أمريكا الأوائل من الإسبانيين فى نهاية القرن السادس عشر. وظلت زراعتها مقتصرة على حدائق الخضر المنزلية لمدة نحو قرنين قبل أن يبدأ إنتاجها على نطاق تجارى، إلا إنها انتشرت سريعًا — بعد ذلك — فى أوروبا الغربية، وأصبحت أحد أهم الأغذية التى تعتمد عليها شعوب هذه المنطقة فى معيشتها؛ وتدل على ذلك المجاعة التى اجتاحت أيرلندا خلال الفترة من سنة ١٨٤٥ حتى سنة ١٨٤٧؛ بسبب إصابة البطاطس بمرض الندوة المتأخرة بشكل وبائى قضى على محصول البطاطس، وتسبب فى موت وهجرة الملايين من سكان أيرلندا فى تلك الأونة.

ومن أوروبا.. نُقلت البطاطس إلى عدة أجزاء من العالم؛ حيث أدخلت إلى أمريكا الشمالية، وجنوب أفريقيا، وأستراليا بواسطة المهاجرين الأوائل فى بداية القرن الثامن عشر، وربما انتقلت البطاطس إلى الهند فى أوائل القرن السابع عشر.

أما إدخال البطاطس إلى المكسيك.. فمن المرجح أنه حدث مباشرة من أمريكا الجنوبية بواسطة المستكشفين الأوائل فى نفس الوقت الذى أدخلت فيه البطاطس إلى أوروبا.

لقد تطورت البطاطس المزروعة لدينا فى أوروبا بعدما تعرضت السلالات التى كانت قد جُلِبت من أمريكا الجنوبية لوباء الندوة المتأخرة؛ حيث تم استيراد تراكيب وراثية جديدة، كانت — غالبًا — من *S. tuberosum* subsp. *tuberosum* التى نشأت فى

شيلى. كانت تلك السلالات أكثر تأقلمًا على ظروف النهار الطويل وأمكن نشر زراعتها فى شمال أوروبا صيفًا. وقد اكتمل تطور الطرز الأوروبية من البطاطس بين القرنين الثامن عشر والتاسع عشر.

ولقد كانت أكثر الأنواع استخدامًا فى تحسين البطاطس فى صفات التحمل والمقاومة، هى: *S. demissum*، و *S. acaule*، و *S. chacoense*، و *S. spegazinii*، و *S. stoloniferum*، و *S. vernei* (عن Hermanová وآخرين ٢٠٠٧).

ولمزيد من التفصيل.. فإن البطاطس لم تُنقل من موطنها الأصلى فى أمريكا الجنوبية إلى أوروبا إلاّ فى أواخر القرن السادس عشر كما أسلفنا. وفى بداية الأمر لم يُنقل سوى تراكيب وراثية (درنات) قليلة من تحت النوع andigena، وكان نقلها إلى إسبانيا؛ حيث أُجرى عليها الانتخاب لكى تُكوِّن درنات فى ظروف النهار الطويل؛ فكانت السلالات المنتخبة محايدة الفترة الضوئية day neutral بالنسبة لتكوين الدرنات. وبعد فترة قصيرة نُقلت البطاطس إلى إنجلترا، ثم انتشرت تدريجيًّا فى أوروبا، ولكنها لم تُصبح سريعًا محصولاً غذائيًّا هامًّا، وربما كان ذلك بسبب صعوبة التأقلم على الفترة الضوئية. ولقد انتقلت البطاطس إلى باقى أنحاء العالم من أوروبا، وكان أول سجل لزراعة البطاطس فى أمريكا الشمالية فى كندا فى عام ١٦٢٣. ونظرًا لأن الأيرلنديين هم أول من جلب البطاطس إلى نيوهامبشاير بالولايات المتحدة، فقد أُطلق على المحصول اسم البطاطس الأيرلندية Irish potato. وبُعد وباء الندوة المتأخرة الذى أصاب البطاطس فى بريطانيا (١٨٤٥–١٨٤٧)، أُدخلت الطرز الشيلية من تحت النوع *tuberosum* إلى الولايات المتحدة وأوروبا، وهى التى أصبحت أساس الأصناف المستخدمة فى الزراعة فيما بعد وحتى الآن (عن Douches & Jastrzebski ١٩٩٣).

كذلك قام C. E. Goodrich فى عام ١٨٥١ بإدخال كمية صغيرة من البطاطس التى نقلت إليه من القنصلية الأمريكية فى بنما إلى حيث كان يقيم فى ولاية نيويورك، وكان الصنف Rough Purple Cili واحدًا من تلك الأصناف المدخلة. ولقد أثبتت الأيام

أن هذا الصنف كان أهم المدخلات النباتية فى التاريخ، لما كان له — وكما يزال — من تأثير هائل على زراعة البطاطس فى أمريكا الشمالية. لقد أسهم هذا الصنف بنسبة ١٠٠٪ من نسب الصنف الأمريكى الرئيسى Russet Burbank، كما شكل نحو ٢٥٪ من أنساب الأصناف العشرة الرئيسية الهامة المزروعة فى أمريكا الشمالية (Potato Association of America — الإنترنت — ٢٠٠٦).

التاريخ المبكر للتربية

بدأت تربية البطاطس بالمعنى الحديث فى سنة ١٨٠٧ فى إنجلترا حينما أجرى Knight تلقيحات بين مجموعة من الأصناف؛ حيث ازدهرت زراعة الأصناف التى نتجت عنها فى بريطانيا ومناطق أخرى خلال النصف الثانى من القرن التاسع عشر، وحيث استمر الانتخاب بواسطة المزارعين وهواة المربين.

وقد أُدخل صنف شيلى وحيد من Tuberosum، هو: Rough Purple Chili إلى الولايات المتحدة فى سنة ١٨٥١، واستُعملت أصول هذا الصنف على نطاق واسع كأمهات فى تلقيحات مع الـ Tuberosum الأوروبية فى نهاية القرن التاسع عشر بعد الخسائر التى أحدثتها أوبئة الندوة المتأخرة فى كل من أوروبا وأمريكا الشمالية خلال أربعينيات القرن التاسع عشر (1840s). ولذا.. فإن سيتوبلازم الـ Tuberosum الشيلى هو الذى يُسود فى الأصناف المنتشرة فى الزراعة. ويعنى ذلك أن طراز الـ Tuberosum للبطاطس المنزرعة أُسِّس على قاعدة وراثية ضيقة مقارنة بما هو متوفر فى الأنواع البرية؛ ومن ثم فإنه لم يحمل جينات للمستويات المناسبة من المقاومة لعدد من الأمراض والآفات التى ظهرت وانتشرت بعد انتشار زراعة البطاطس. ومع بداية القرن العشرين فإن القاعدة الوراثية الضيقة أعاقت التقدم فى تربية البطاطس (Bradshaw & Ramsay ٢٠٠٥).

ولقد أمكن خلال القرن العشرين توسيع القاعدة الوراثية للبطاطس الأوروبية *S. tuberosum* ssp. *tuberosum* بعديد من الوسائل.

فى البداية .. حدث الاستئناس للأنواع البرية قبل حوالى ٧٠٠٠ سنة فى أمريكا الجنوبية، وهو الذى أفرز النوعين المزروعين *S. phureja*، و *S. stenotomum*، ومنهما تطور تحت النوع الرباعى التضاعف *S. tuberosum* ssp. *andigena* المتأقلم على النهار القصير (2 EBN)، وهو الذى جرى أقلمته على النهار الطويل فى شيلى، وفى أوروبا بدءًا من سنة ١٥٧٠، كما جرت أقلمة النوعين الثنائى التضاعف *S. phurja* و *S. stenotomum* على النهار الطويل كذلك بدءًا من ١٩٦٠. ولقد أصبحت الطُرز التى تأقلمت على النهار الطويل فى شيلى وأوروبا هى تحت النوع *S. tuberosum* ssp. *tuberosum*، ونشأ عن تلقيحهما معًا فى عام ١٨٥١ البطاطس ذات الخلفية الوراثية الضيقة حتى عام ١٩٠٠.

وبعد ذلك لُقِّحت هذه البطاطس — المبينة أعلاه — مع فئتين من الأنواع، الفئة الأولى شملت النوعين *S. phureja*، و *S. stenotomum* اللذان تمت أقلمتهما على النهار الطويل منذ عام ١٩٦٠، والفئة الثانية شملت ٢٢ نوع ثنائى التضاعف (1 EBN)، و ١٧٨ نوع ثنائى التضاعف (2 EBN)، و ١١ نوع رباعى التضاعف (2 EBN)، و ٨ أنواع سداسية التضاعف (4 EBN). وقد ترتب على تلك التهجينات إنتاج جيرمبلازم ذات خلفية وراثية عريضة مع نهاية القرن العشرين (عن Bradshaw وآخرين ٢٠١٠).

واكتمل الانتخاب للمحصول العالى والتأقلم على ظروف النهار الطويل قبل نهاية القرن الثامن عشر، وكان الانتخاب على بادرات لبذور حُصل عليها من ثمار عقدت بصورة طبيعية لسلالات الإنديز التى نُقلت من أمريكا الجنوبية إلى أوروبا فى أواخر القرن السادس عشر.

إن نشاط التربية لم يبدأ بالمعنى الحديث إلاّ فى عام ١٠٨٧ فى إنجلترا — كما أسلفنا — عندما أجرى Knight تهجينات بين أصناف مختلفة، وازداد نشاط التربية

خلال النصف الثانى من القرن التاسع عشر؛ حيث أُنتج عديد من الأصناف بواسطة المزارعين وهواة المربين (عن Bradshaw وآخرين ٢٠١٠).

هذا.. ويمكن للتلقيحات بين الطرز الرباعية التضاعف والثنائية إنتاج نسل رباعى نتيجة لوجود عوائق لتكوين النسل الثلاثى التضاعف (triploid block)، وإنتاج الآباء الثنائية التضاعف لجاميطات ٢ ن غير مختزلة. ومن ثم .. فإنه يمكن اعتبار كلاً من Andigena، و Tuberosum، و Stenotomum، و Phureja أنها جميعًا خصبة فى التلقيحات فيما بينها.

أُدخلت البطاطس الـ Andigena فى جزر الكنارى حوالى عام ١٥٦٢، ومنها إلى أوروبا فى سبعينيات القرن السادس عشر (1570s). ومع انتشار زراعة البطاطس شمالاً وشرقًا فى أوروبا، تأقلمت البطاطس على الفترة الضوئية الطويلة صيفًا فى شمال أوروبا وتطورت بما يكفى لوضعها فى تحت نوع جديد هو subspecies *tuberosum*، وإن يكن بسيتوبلازم Andigena. ومع بداية القرن السابع عشر نُقلت البطاطس من أوروبا إلى مختلف أرجاء العالم. وحاليًّا تُزرع البطاطس فى أكثر من ١٥٠ دولة فيما بين خطى عرض ٦٥° شمالاً، و ٥٠° جنوبًا وعلى ارتفاعات تتباين من سطح البحر حتى ارتفاع ٤٠٠٠ م، وأصبحت البطاطس رابع أهم محصول غذائى فى العالم بعد القمح والذرة والأرز (Bradshaw & Ramsay ٢٠٠٥).

نشأة الطراز الأوروبى من البطاطس المزروعة

يُعتقد أن البطاطس المزروعة *S. tuberosum* ssp. *tuberosum* — وهى الطراز الأوروبى من البطاطس — قد نشأت على النحو التالى (عن Mackay ٢٠٠٥):

١- حدث انتخاب بواسطة قاطنى أمريكا الجنوبية الأوائل (قبل التاريخ المكتوب) فى النوع البرى *S. leptophyes* (٢ ن = ٢ س = ٢٤) لأجل خفض حدة المرارة فى الدرنات.

٢- تطور عن ذلك ظهور النوع المزروع *S. stenotomum* الذى أجرى عليه المزارعين الأوائل الانتخاب لأجل تحسين المحصول، وصفات الجودة، ومظهر الدرنات تحت ظروف النهار القصير فى المنطقة الاستوائية بالأنديز. وقد حدث أن تهجن هذا النوع مع النوع البرى *S. sparsiphilum* (٢ن = ٢س = ٢٤)، ثم حدث تضاعف تلقائى لكروموسومات الهجين وأصبح هو: *S. tuberosum* ssp. *andigena* (٢ن = ٤ س = ٤٨)، الذى استمر فيه الانتخاب كما سبق بيانه للنوع *S. stenotomum*.

٣- بعد اكتشاف أمريكا فى القرن السادس عشر نُقِلت البطاطس الـ *andigena* إلى أوروبا فى حوالى سنة ١٥٩٧، وهى التى كانت قصيرة النهار لتكوين الدرنات، ومتأخرة النضج وقليلة المحصول. وبعد حوالى ٢٠٠ سنة (خلال القرنين السادس عشر والسابع عشر) من الانتخاب المتعمد وغير المتعمد تطور تحت النوع *S. tuberosum* ssp. *tuberosum* خلال القرنين السابع عشر والثامن عشر، حيث نتجت الطرز التى تميزت بزيادة محصول الدرنات.

٤- ازداد خلال القرن التاسع عشر ظهور الأصناف الأوروبية المبكرة وأعداد سلالات البطاطس المنقولة من أمريكا الجنوبية. وفى عام ١٨٠٧ نُشر أول تقرير عن تهجين متعمد وانتخاب. وفى عام ١٨٤٥ حدث وباء الندوة المتأخرة ومجاعة أيرلندا.

٥- وخلال القرن العشرين أُنتجت الأصناف الحديثة وازدادت القاعدة الوراثية بنقل صفات من أنواع مختلفة شملت: ssp. *andigena* (الجين H_1)، و *S. demissum* (المقاومة للندوة المتأخرة)، و *S. vernei* (مقاومة نيماتودا حوصلات البطاطس)، و *S. phureja* (صفات الجودة)، و *S. stoloniferum* (المقاومة للفيرس)...إلخ.

٦- ومع بداية القرن الحادى والعشرين استمر تحسين البطاطس وإنتاج الأصناف الجديدة بوسائل التربية التقليدية، والتربية الجزيئية، والتحويل الوراقى.

وعلى خلاف أنواع *Solanum* البرية، فإن البطاطس المزروعة التى تنتمى إلى تحت النوع *tuberosum* اشتُقت من قاعدة وراثية ضيقة بسبب العقبات التى واجهت استئناسها

فيما يتعلق بالتأقلم على الفترة الضوئية الطويلة حينما نُقلت البطاطس إلى أوروبا من الإنديز، وبسبب القابلية للإصابة بكل من الندوة المتأخرة (*Phytophthora infestans*)، والتثألل (*Synchtrium endobioticum*).

تنتشر زراعة تحت النوع *S. tuperosum* ssp. *tuberosum* — وهو طويل النهار بالنسبة لتكوين الدرنات — فى المناطق الباردة وتحت الاستوائية، بينما تنتشر زراعة تحت النوع *andigena* من نفس النوع — وهو قصير النهار بالنسبة لتكوين الدرنات — فى منطقة الإنديز Andes بأمريكا الجنوبية (عن Douches & Jastrzebski ١٩٩٣).

التقدم فى التربية وإنتاج الأصناف المحسنة

لما كانت البطاطس تتكاثر خضريًّا، وتصاب بشدة — فى الوقت ذاته — بعديد من الفيروسات.. فإنها تتدهور بشكل تدريجى سنة بعد أخرى. ولقد كان الاعتقاد السائد — قبل اكتشاف الفيروسات — أن التكاثر الخضرى — ذاته — هو السبب فى هذا التدهور؛ لذا.. اتجه المزارعون القدامى إلى إكثارها بالبذور من حين لآخر. وبرغم خطأ هذا الاعتقاد.. إلا أن الإكثار الجنسى أعطى النتيجة المرغوبة؛ لأنه خلَّص النباتات من الأمراض الفيروسية التى لا ينتقل منها سوى القليل جدًّا عن طريق البذور، مثل فيرويد الدرنة المغزلية.

وقد أسهم الإكثار الجنسى — إلى جانب ذلك — فى كثرة التباينات الوراثية لدى المزارعين؛ وبذا.. كثرت الأصناف المتداولة لدى انتخاب التباينات الجيدة منها وإكثارها خضريًّا. كذلك أسهم الهواة — قبل اكتشاف قوانين مندل فى عام ١٩٠٠ فى إنتاج مزيد من الأصناف بنفس هذه الطريقة، ثم ازداد معدل إنتاج الأصناف الجديدة بواسطة مربى النبات بعد ذلك.

وبالرغم من إنتاج مئات من أصناف البطاطس.. إلا أن ما يزرع منها على نطاق واسع قليل للغاية، ومعظمها من الأصناف القديمة، ونوضح ذلك بالأمثلة التالية التى تعتمد على إحصاءات عامى ١٩٧٥، و١٩٧٦ (عن Howard ١٩٧٨):

الدولة	أهم الأصناف المنتشرة فى الزراعة	المساحة المزروعة بالصنف من المساحة الكلية (٪)	تاريخ إدخال الصنف فى الزراعة
المملكة المتحدة	Pentland Crown	١٨,٧	١٩٥٩
	Maris Piper	١٣,١	١٩٦٣
	King Edward	١٢,٨	١٩٠٢
ألمانيا (الغربية)	Grata	٢٢,١	١٩٥٥
هولندا	Bintje	٣٢,٦	١٩١٠
الولايات المتحدة	Russett Burbank	٣٢,٨	قبل عام ١٨٩٠
	Kennebec	١٩,٨	١٩٤٨
	Katahdin	١٠,١	١٩٥٣

يعد هذا الاتجاه نحو استمرار زراعة الأصناف القديمة عائقًا أمام انتشار زراعة الأصناف الجديدة التى لا تجد طريقها إلى الزراعة بسهولة ،وربما لا تنتشر زراعتها على الإطلاق. ويرجع ذلك — أساسًا — إلى أن المستهلك يربط الجودة — فى ذهنه — بالأصناف التى تعوَّد عليها.

ولقد أفرزت برامج التربية التقليدية آلاف من أصناف البطاطس المحسنة فى جميع أنحاء العالم، لكن هذه الأصناف — التى اعتمدت فى إنتاجها على تهجينات جنسية — لم تُسهم كثيرًا فى توسيع الخلفية الوراثية للبطاطس نظرًا لأن قبول أى صنف جديد يتطلب أن يتوفر فيه عدد كبير من الصفات بدءًا من توافقه مع متطلبات الزراعة الحديثة وتحمله لظروف الشدِّ البيئى، ومرورًا باحتوائه على كل صفات الجودة – التى لا يقبل المستهلك بديلاً عنها – ومتطلبات التصنيع ، وانتهاء بقدرته على التخزين الجيد مع استمرار احتفاظه بصفات الجودة. وبغير ذلك فإن الصنف الجديد غالبًا ما يُستبعد من الزراعة بنفس السرعة التى أُدخل فيها. ولذا.. نجد تقاربًا كبيرًا فى أنساب الأصناف التجارية المنتجة، وكثيرًا ما تستخدم نفس الأصناف التجارية الواسعة الانتشار كآباء فى برامج التربية.

وتتوقف أهداف برنامج التربية — إلى حد كبير — على طبيعة استعمال الأصناف الجديدة، علمًا بأن نحو ثلث محصول البطاطس فى الولايات المتحدة يخصص للاستهلاك

الطازج، ونحو ثُلث آخر للتجميد (غالبًا للبطاطس المحمرة)، هذا بينما يوجه نحو ١٢٪ من المحصول لعمل الشيبس، و٨٪ لعمل الرقائق المجففة dehydrated flakes، و١٪ لعمل البطاطس المعلبة. ويُحافظ على نحو ٥٪ من المحصول كتقاوى. وتُستخدم كميات قليلة من المحصول لأجل إنتاج الكحول والنشا وكغذاء للحيوانات (عن Douches & Jastrzebski ١٩٩٣).

وعلى الرغم من تراكم قدر هائل من المعلومات الخاصة بالوراثة الجزيئية فى البطاطس وتقنياتها المستعملة فى المحصول، فإن الهندسة الوراثية لم يكن لها — حتى الآن — دورًا يذكر فى إنتاج أصناف جديدة محسنة من البطاطس (Brown ٢٠١١).

مصادر إضافية فى موضوع الفصل الأول

لمزيد من التفاصيل عن نشأة وتاريخ زراعة البطاطس. يراجع Hedrick (١٩١٩)، و Simmonds (١٩٧٦)، و Hawkes (١٩٧٨).

ويمكن — كذلك — الرجوع إلى كل من:

Hawkes (١٩٩٤): بخصوص نشأة البطاطس المزروعة وأنواع الجنس *Solanum*.

Hermanová وآخرين (٢٠٠٧): بخصوص الوضع التقسيمى والتوزيع الجغرافى للأنواع البرية واستخدامها فى الزراعة.

الفصل الثانى

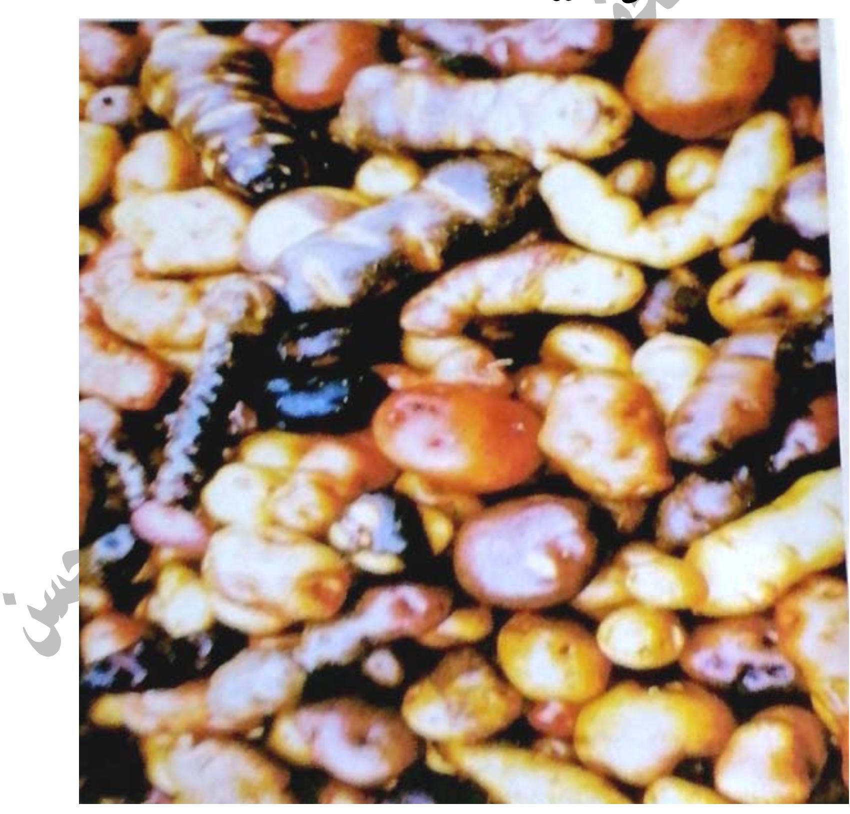
الجيرمبلازم وأنواع الجنس *Solanum*

مصادر الجيرمبلازم

إن أهم مصادر جيرمبلازم germplasm البطاطس الذى يمكن استخدامه فى أغراض تربية وتحسين المحصول هى كما يلى:

١- الأنواع البرية بما فيها الهجن النوعية الطبيعية (شكل ٢-١).

٢- الأصناف البدائية المزروعة Primitive Cultivated Cultivars، وهى التى تكون — غالبًا — متأقلمة على الظروف البيئية القاسية (شكل٢-٢).



شكل (٢-١): عينة من التباينات الموروفولوجية فى درنات البطاطس من المجموعة العالمية المحتفظ بها فى مركز البطاطس الدولى (CIP) فى ليما ببيرو.

٣- الأصناف البلدية land vaieties التى أنتجت قبل معرفة الحقائق العلمية لتربية النبات.

٤- الجيرمبلازم المستخدم فى برامج تربية النبات الجارية، والذى يتكون — غالبًا — من هجن نوعية، وهجن بين الأصناف.

٥- الأصناف المحسنة.



شكل (٢-٢): خليط لدرنات مجموعة من أصناف البطاطس وجدت فى حقل واحد لأحد المزارعين فى وادى Cañete ببيرو (Brown ١٩٩٩).

وربما كانت نشأة البطاطس فى المكسيك، إلاّ أن المركز الرئيسى للتباينات هو فى المنطقة الجبلية من أمريكا الجنوبية، حيث تنتشر الأنواع من جنوب شيلى جنوبًا حتى جنوب الولايات المتحدة شمالاً، ومن مستوى سطح البحر إلى منسوب ٤٨٠٠ م. وتُمثل الأنواع البدائية المزروعة والأنواع البرية مدى واسعًا من التباينات البيئة ومن القدرة على التأقلم على مختلف العوامل البيئية والحيوية، كما تظهر التباينات فى صفات النمو النباتى وفى صفات جودة الدرنات (عن Douches & Jastrzebski ١٩٩٣).

ويستفاد من هذا الجيرمبلازم كمصدر للصفات التالية: المقاومة للآفات والظروف البيئية القاسية، وهى صفات تتوفر فى الأنواع البرية والأصناف البدائية — صفات الجودة التى تتوفر فى الأصناف البلدية — الصفات المحصولية التى تتوفر فى هجن برامج التربية الجارية، وفى الأصناف المحسنة.

توجد مراكز الاختلافات الوراثية للجنس *Solanun* فى أمريكا الجنوبية والوسطى والشمالية؛ خاصة فى: الأرجنتين، وبوليفيا، والبرازيل، وشيلى، وكولومبيا، وكوستاريكا، وإكوادور، وجواتيمالا، والمكسيك، وبنما، وباراجواى، وبيرو، وأورجواى، وفنزويلا، وجنوب غرب الولايات المتحدة الأمريكية (Foldo ١٩٨٧).

وتجدر الإشارة إلى أن جميع أصناف البطاطس التجارية المنتشرة فى الزراعة فى المناطق الباردة من العالم — والتى تُصَدَّر تقاويها إلى عدد كبير من دول العالم الثالث — ذات قاعدة وراثية ضيقة Narrow Genetic Base؛ لسببين رئيسيين؛ هما:

١– اندثار جميع الطرز التى لم يمكنها إنتاج درنات فى ظروف الفترة الضوئية الطويلة فى أوروبا؛ بعد نقلها مباشرة من أمريكا الجنوبية فى القرن السادس عشر.

٢– اندثار جميع التباينات الوراثية التى لم يمكنها مقاومة وباء الندوة المتأخرة الذى اجتاح أوروبا فى القرن التاسع عشر (Mendoza & Sawyer ١٩٨٥).

تقسيم الجنس *Solanum*

تنتمى البطاطس للعائلة الباذنجية Solanaceae التى تضم حوالى ٩٠ جنسًا، و٢٨٠٠ نوع. ويضم الجنس *Solanum* حوالى ٢٠٠٠ نوع وتقسم أنواع الجنس *Solanum* المكونة للدرنات إلى قسمين، هما: Petota (والذى يُعرف — كذلك — بالقسم Tuberosum)، و Etuberosum. والقسم Petota هو الأكبر والأهم، ويقسم إلى إثنين من تحت الأقسام subsections، هما: Estolonifera (يضم ٩ أنواع غير مكونة

للدرنات موزعة على سلسلتين)، و Petatoe (يضم نوع واحد غير مكون للدرنات، و٢٢٤ نوع مكون للدرنات موزعة على ١٩ سلسلة).

ومن بين جميع الأنواع المكونة للدرنات لا يُزرع منها سوى سبعة، منها *S. tuberosum* الذى تنتشر زراعته فى جميع أرجاء العالم، وستة أنواع لا تزرع إلاّ فى الإنديز (عن Hermanová وآخرين ٢٠٠٧).

وقد ذُكر أنه يُعرف نحو ١٥٤ نوعًا بريًّا من البطاطس، بالإضافة إلى نحو ٢٠٠٠ نوع آخر تتبع الجنس *Solanum* ولا تكون درنات. هذا على الرغم من أن سلسلتين غير مكونتين للدرنات — وهما: *Juglandifolia*، و *Etuberosa* — يوجدا تحت القسم Petota الذى ينتمى إليه نوع البطاطس، وذلك على أساس الصفات المورفولوجية (Opena ١٩٩٠).

كما يُذكر أنه أمكن التعرف على ٢٢٥ نوعًا بريًّا مكونًا للدرنات من الجنس *Solanum* فى مراكز التباين الوراثى فيما بين شيلى وولاية نبراسكا الأمريكية (عن Hermsen ١٩٩٤).

وذُكر كذلك أنه يُعرف ١٩٩ نوعًا بريًّا، وسبعة أنواع مزروعة فى Section *Petota* من الجنس *Solanum*، ومعظمها مكونة للدرنات (عن Grafius & Douches ٢٠٠٨).

يضم القسم Petota (أى: Section Petota) من الجنس *Solanum* ١٨ سلسلة series أكبرها Tuberosa التى يندرج تحتها البطاطس، وهى السلسلة التى تُقسَّم أنواعها إلى مزروعة وبرية. وتوجد الأنواع المزروعة فى أربع مستويات من التضاعف، وتُعد الرباعية التضاعف tetraplids منها المجموعة الرئيسية المزروعة.

والأنواع المتحملة للصقيع *S. ajanhuiri*، و *S.× goniocalyx* (علامة الضرب تعنى أن النوع هجين)، و *S. × curtilobum* تنمو على ارتفاع ٣٠٠٠ – ٤٠٠٠ م فوق مستوى سطح البحر فى جبال الإنديز بأمريكا الجنوبية. هذا.. بينما تنمو الأنواع *S. tuberosum* ssp. *andigena*، و *S. stenotomum*، و *S. goniocalyx* — غالبًا — على ارتفاع ٢٥٠٠–٣٥٠٠ م. وبالمقارنة .. فإن *S. phureja* ينمو جيدًا فى الأودية الدافئة الخالية من الصقيع فى شرق الإنديز.

ولقد نشأ *S. tuberosum* ssp. *tuberosum* من ssp. *andigena* بالانتخاب الطبيعى والانتخاب البشرى للتأقلم على النهار الطويل بالأراضى الأقل ارتفاعًا فى المناطق الأبعد عن خط الاستواء بالعالم، على الرغم من أنها ليست متأقلمة جيدًا على المناطق الأكثر ارتفاعًا بالدول الاستوائية (Opena ١٩٩٠).

ويبين جدول (٢-١) الأنواع البرية والمنزرعة الأكثر أهمية التى تتبع مختلف الـ subsections والـ series مقسمة حسب مستوى التضاعف.

جدول (٢-١): الأنواع البرية والمنزرعة الأكثر أهمية التى تتبع مختلف ال subsections وال series مقسمة حسب مستوى التضاعف (عن Hawkes ١٩٩٤).

ال Subsections وال series	الأنواع مرتبة حسب عدد الكروموسومات (س=١٢) ٢ س	٣ س	٤ س	٥ س	٦ س
Subsection Estolonifera					
Series					
I. Etuberosa	*S. brevidens*				
II. juglandifolia	*S. lycopersicoides*				
Subsection Potatoe					
Series					
I. Morelliformia	*S. morelliforme*				
II. Bulbocastana	*S. bulbocastanum*	*S. bulbocastanum*			
	S. clarum				
III. Pinnaatisecta	*S. brachistotrichum*				
	S. cardiophyllum	*S. cardiophyllum*			
	S. jamesii	*S. jamesii*			
	S. pinnatisectum				
	S. trifidum				
IV. Polyadenia	*S. polydenium*				
	S. lesteri				
V. Commersoniana	*S. commersonii*	*S. commersonii*			
VI. Circaeifolia	*S. capsicibaccatum*				
	S. circaeifolium				
VII. Lignicaulia	*S. lignicaule*				
VIII. Olmosiana	*S. olmosense*				

يتبع

تابع : جدول (٢-١)

ال **Subsections** وال **series**	الأنواع مرتبة حسب عدد الكروموسومات (س=١٢)				
	٢ س	٣ س	٤ س	٥ س	٦ س
IX. Yungasensa	*S. chacoense*				
	S. tarijense				
	S. yungasense				
X. Megistacroloba	*S. boliviense*				
	S.megistacrolobum				
	S. sanctae-rosae				
	S. toralapanum				
XI. Cuneoalata	*S. infundibuliforme*				
XII. Conicibaccata	*S. chomatophilum*		*S. agrimonifolium*		*S. moscopanum*
	S. santolallae		*S. colombianum*		
	S. violaceimarmoratum		*S. longiconicu*		
			S. oxycarpum		
XIII. Piurana	*S. piurae*		*S. tuquerrense*		
XIV. Ingifolia	*S. ingifolium*				
XV. Maglia	*S. maglia*	*S. maglia*			
XVI. Tuberosa (wild)	*S. alandiae*				
	S. berthaultii				
	S. brevicaule				
	S. bukasovii				
	S. canasense				
	S. gandarillasii				
	S. gourlayi		*S. gourlayi*		
	S. hondelmannii				
	S. kurtzianum				
	S. leptophyes				
	S. marinasense				
	S. microdontum	*S. microdontum*			
	S. multidissectum				

يتبع

تابع : جدول (٢-١).

الأنواع مرتبة حسب عدد الكروموسومات (س=١٢)					ال Subsections وال series
٦س	٥ س	٤ س	٣ س	٢ س	
				S. neocardenasii	
S. oplocense		*S. oplocense*		*S. oplocense*	
				S. sparsipilum	
		S. sucrense		*S. spegazzinii*	
				S. vernei	
				S. verrucosum	
	S. × curtilobum	*S. tuberosum*	*S.× chaucha*	S.× ajanhuiri	XVI. Tuberosa
					(cultivated)
		Subsp. tuberosum	*S.× juzepczukii*	*S. phureja*	
		S. tuberosum		*S. stenotomum*	
		Subsp. andigena			
S. albicans		*S. acaule*			XVII. Acaulia
		S. fendleri	*S.× vallis-mexici*		XVIII. Longipedicellata
		S. hjertingii			
		S. papita			
		S. polytrichon			
		S. stoloniferum			
S. brachycarpum	*S× semidemissum*				XIX. Demissa
S. demissum	*S× edinense*				
S. guerreroense					
S. hougasii					
S. iopetalum					
S. schenckii					

وبالمقارنة بالأنواع المزروعة.. فإن الأنواع البرية تزدهر فى مدى جغرافى وبيئى واسع، كما تُظهر قدرًا أكبر من المقاومة للأمراض والآفات، وهى الصفة التى غالبًا ما

تفتقر إليها الطرز المزروعة. ومن أكثر أوجه الاستفادة من الأنواع البرية التى تحققت بالفعل نقل جينات المقاومة الرأسية (R-genes) من *S. demissum*، وصفات المقاومة لفيرس واى البطاطس PVY من *S. stoloniferum*، و *S. chacoense*، وتحمل الصقيع من *S. acaule*. وعلى الرغم من صعوبة إجراء التهجينات بين البطاطس والأنواع البرية فإن الأمر ليس مستحيلاً، حيث تتلقح الأنواع الثنائية المنزرعة مع الأنواع الثنائية البرية بسهولة، وتنجح بدرجة أقل التهجينات بين الأنواع الرباعية التضاعف والأنواع الثنائية (Opena ١٩٩٠).

التقسيم السيتولوجى لأنواع الجنس *Solanum*

يُعطى Opena (١٩٩٠) قائمة بالسلاسل الثمانية عشر للقسم Petota من الجنس *Solanum*، وما يندرج تحت كل سلسلة من أنواع، وعدد الكروموسومات فى كل نوع، وأهم الصفات المعروفة عنه.

وكنسبة مئوية من أنواع الجنس *Solanum*، فإن الأنواع الثنائية التضاعف تُشكل ٧٣٪ منها، والثلاثية ٤٪، والرباعية ١٥٪، والخماسية ٢٪، والسداسية ٦٪. ومعظم الأنواع الثنائية التضاعف خلطية التلقيح بسبب انتشار ظاهرة عدم التوافق الذاتى الجاميطى فيها، وهى الظاهرة التى تصبح غير مؤثرة عندما تكون النباتات فى المستوى الرباعى التضاعف، حيث تكون خصبة ذاتيًّا بدرجة عالية (عن Douches & Jastrzebski ١٩٩٣).

ويتوفر فى بعض أنواع الجنس *Solanum* مستويين أو أكثر من التضاعف دون وجود أى فروق مورفولوجية بينها. ومن أمثلة ذلك النوع *S. gourley* الذى يوجد منه طرزًا ثنائية وأخرى رباعية التضاعف، والنوع *S. oplocense* الذى تتوفر منه طرزًا ثنائية وأخرى رباعية وثالثة سداسية التضاعف. ومن الأمور التى لا يُعرف سببها اقتصار حدوث تلك الظاهرة على منطقة محدودة من جنوب بوليفيا وشمال الأرجنتين.

ويبين جدول (٢–٢) تقسيم وانتشار ونشأة الأنواع المزروعة من البطاطس.

جدول (٢–٢): تقسيم وانتشار ونشأة الأنواع المزروعة من البطاطس (عن Douches & Jastrzebski ١٩٩٣).

المجموعة	النوع	الانتشار	النشأة
١	*S. tuberosum* subsp *tuberosum* (٢ ن = ٤٨)	فى مختلف أنحاء العالم	بالانتخاب فى أوروبا وأمريكا الشمالية وشيلى فى سلالات خضرية نُقلت من المجموعة ٢
٢	*S. tuberosum* subsp *andigena* (٢ ن = ٤٨)	فنزويلا إلى شمال الأرجنتين وكذلك فى أجزاء من أمريكا الوسطى والمكسيك	من المجموعتين ٤، ٥ بالتضاعف التلقائى لعدد الكروموسومات
٣	*S. chaucha* (٢ ن = ٣٦)	وسط بيرو حتى شمال بوليفيا	بالتهجين بين مجموعتى ٢، و ٤ أو بين ٢، ٥
٤	*S. phureja* (٢ ن = ٢٤)	فنزويلا إلى شمال بوليفيا	بالانتخاب لفترة سكون الدرنات القصيرة فى المجموعة ٥
٥	*S. stenotomum* (٢ ن = ٢٤)	جنوب بيرو حتى شمال بوليفيا	بالتهجين الطبيعى بين أنواع برية ثم الانتخاب بواسطة المزارعين
٦	*S.* × *juzepczukii* (٢ ن = ٣٦)	وسط بيرو إلى جنوب بوليفيا	من التهجين للنوع *S. acaule* مع المجموعتين ٤ أو ٥
٧	*S.* × *curtilobum* (٢ ن = ٦٠)	وسط بيرو إلى جنوب بوليفيا	من التهجين بين *S. juzepczukii* مع المجموعة ٢

وجدير بالذكر أن عديدًا من التراكيب الوراثية تُنتج جاميطات غير مختزلة (٢ ن) نتيجة لحدوث شذوذ فى الانقسام الاختزالى. وتتراوح نسبة إنتاج حبوب اللقاح الـ ٢ ن من ٢ ٪ حتى ١٠٪ (عن Hermanová وآخرين ٢٠٠٧).

إن العدد الأساسى (س أو x) للكروموسومات فى الجنس *Solanum* هو ١٢. وقد تبين من الدراسات التقسيمية والسيتولوجية — التى أجريت على أكثر من ١٥٠ نوعًا بريًّا، و٢٣ نوعًا مزروعًا منها — أنها تتوزع على خمس مجاميع سيتولوجية، تختلف فى درجة تضاعفها ونسبة انتشارها بين بقية الأنواع كما هو مبين فى جدول (٢-٣).

جدول (٢-٣): مستويات التضاعف الكروموسومى فى الجنس *Solanum*، ونسبة انتشارها (عن Hawkes ١٩٧٨).

مستوى التضاعف وعدد الكروموسومات	إنتشارها بين باقى الأنواع (%)
ثنائية diploid ٢ ن = ٢ س = ٢٤	٧٤
ثلاثية triploid ٢ ن = ٣ س = ٣٦	٤,٥
رباعية tetraploid ٢ ن = ٤ س = ٤٨	١١,٥
خماسية pentaploid ٢ن = ٥ س = ٦٠	٢,٥
سداسية hexaploid ٢ ن = ٦ س = ٧٢	٥
خليط من عدة حالات تضاعف	٢,٥

ونقدم — فيما يلى — نبذة عن هذه المجاميع السيتولوجية:

أولاً: الأنواع الثنائية التضاعف

تشكل الأنواع الثنائية التضاعف نحو ٧٠٪ من أنواع الجنس *Solanum*، وهى خلطية التلقيح، وغير متوافقة ذاتيًّا، وغير متجانسة وراثيًّا، ولا تتحمل التربية الداخلية، وتُلَقَّح بسهولة فيما بينها (Simmonds ١٩٧٦).

ومن أمثلة الأنواع الثنائية التضاعف ما يلى:

١- *S. stenotomum*: وهو نوع مزروع.

٢- *S. vavilovii*: وهو نوع مقاوم للجفاف.

٣- *S. phureja*، و *S. boyacense*: وهما نوعان ذوا فترة سكون قصيرة.

ثانياً: الأنواع الثلاثية التضاعف

من أمثلتها ما يلى:

١- *S. medians*: وهو نوع مقاوم للجفاف.

٢- *S. commersonii*: وهو نوع مقاوم للصقيع (Stevenson & Clark ١٩٣٧).

ثالثاً: الأنواع الرباعية التضاعف

تُعد الأنواع الرباعية التضاعف ثانى أكبر مجموعات الأنواع انتشارًا؛ حيث تتضمن نحو ١١,٥٪ من أنواع الجنس. وغالبية هذه الأنواع خصبة ذاتيًّا، وتتحمل التربية الداخلية، وتُلقَّح طبيعيًّا — فى موطنها — مع الأنواع الثنائية؛ الأمر الذى يؤدى إلى ظهور أنواع جديدة ثلاثية (Smith ١٩٦٨).

ومن الأنواع الرباعية الهامة ما يلى:

١- البطاطس المزروعة *S. tuberosum* ssp. *tuberosum*: تنتشر زراعتها فى المناطق ذات النهار الطويل نسبيًّا.

٢- *S. tuberosum* ssp. *andigena*: تنتشر زراعتها فى المناطق الاستوائية بكل من الإكوادور، وكولومبيا، وتُعد من المحاصيل الهامة فى بيرو، وفى المناطق الجبلية من المكسيك بين خطى عرض ١٠° شمالاً، و٢٤°جنوبًا؛ حيث لا يختلف طول النهار كثيرًا عن ١٢ ساعة (Burton ١٩٤٨)، ولهذا تحت النوع أهمية خاصة بالنسبة لمربى البطاطس؛ نظرًا لقربه وراثيًّا من البطاطس، ولاحتوائه على عدد من الصفات الهامة للمربى؛ مثل: المحصول المرتفع، والنوعية الجيدة، ومقاومة الصقيع والأمراض الهامة.

٣- *S. acaule*: ينمو هذا النوع على ارتفاعات تبلغ ٤٨٠٠ م فوق سطح البحر، وهو يقاوم الصقيع — جيدًا – حيث يتحمل انخفاض درجة الحرارة إلى -٩°م، ويناسبه النهار القصير.

رابعاً: الأنواع الخماسية التضاعف

من أمثلتها النوع *S. curtilobium* الذى ينمو بريًّا فى مرتفعات بيرو وبوليفيا،

ويتحمل الحرارة المنخفضة بدرجة كبيرة. يُلَقَّح هذا النوع بنجاح مع البطاطس المزروعة عند استعماله كأم فى التهجين. كما ينجح التلقيح العكسى (عند استعمال البطاطس المزروعة كأم) بشرط تطعيم البطاطس — أولاً — على الطماطم.

خامساً: الأنواع السداسية التضاعف

تُعد الأنواع السداسية التضاعف ثالث أكبر مجموعة بين أنواع الجنس *Solanum*، وجميعها خصبة ذاتيًّا. ومن أمثلتها النوع *S. demissum* الذى ينمو فى مرتفعات المكسيك، ويناسبه النهار القصير. ينجح التهجين بين هذا النوع البرى والبطاطس المزروعة عند استخدام النوع البرى كأم. وقد أفاد هذا التهجين فى التوصل إلى عدد من الأصناف التجارية الهامة (Smith ١٩٦٨).

ويبين جدول (٢-٤) بعض الأنواع البرية والمزروعة الهامة من الجنس *Solanum*، ووضعها التقسيمى (الـ seris التى تتبعها) ومستوى التضاعف فيها، وصفاتها الهامة.

جيرمبلازم الجنس *Solanum*

تقع مراكز التباينات الوراثية لأنواع البطاطس المكونة للدرنات فى أمريكا فيما بين جنوب شرق الولايات المتحدة وحتى وسط الأرجنتين وشيلى. ويُذكر — تقليديًّا — ثلاث مناطق جغرافية للبطاطس البرية، هى: منطقة استوائية تنتشر فيها الأنواع المكونة للدرنات فى النهار القصير (سلسلة: Andigena)، والمنطقة المنخفضة من شيلى والجزر القريبة منها وتنتشر فيها الأصناف ذات النهار الطويل لتكوين الدرنات (سلسلتا: Tuberoisa، و Etubrosa)، والمنطقة المنخفضة من أوروجواى (سلسلة Commersionianna).

وتتواجد البطاطس البرية — حاليًّا — فى ١٦ دولة بأمريكا، ولكن ٨٨٪ مما تعرفت عليه الرحلات الاستكشافية كانت فى الأرجنتين، وبوليفيا، والمكسيك، وبيرو، وكانت أكثر الأنواع (٧٧ نوع) فى بيرو. هذا.. ومن المناطق الغنية بالأنواع البرية شمال الأرجنتين، ووسط بوليفيا، ووسط الإكوادور، وشمال المكسيك، وتُعد بيرو الأكثر فى الأنواع النادرة من الجنس (عن Hermanová وآخرين ٢٠٠٧).

جدول (٢-٤): أمثلة لبعض الأنواع البرية والمزروعة الهامة من الجنس **Solanum**، ووضعها التقسيمي، ومستوى التضاعف فيها، وصفاتها الهامة (عن **Douches & Jastrzebski ١٩٩٣**).

الـ Series	النوع	مستوى التضاعف	الصفات الهامة (أ)
Etuberosa	*S. brevidens*	2x	تحمل الصقيع والمقاومة لـ PLRV والندوة المتأخرة
Bulbocastana	*S. bulbocastanum*	2x	تحمل الجفاف والمقاومة للندوة المتأخرة و PCN والمن، والعفن الطرى
Pinnatisecta	*S. pinnatisectum*	2x	تحمل الجفاف والمقاومة للندوة المتأخرة والعفن الطرى
Commersoniana	*S. chacoense*	2x	تحمل الجفاف والصقيع والمقاومة للعفن الطرى و PVX و PVY و RKN والجرب
	S. commersonii tarijense	2x	تحمل الجفاف والمقاومة للندوة المتأخرة و PVX والمن
Acaulia	*S. acaule*	2x	تحمل الصقيع والجفاف والمقاومة للتثألل و PVX و PLRV وPCN و PSTV
Demissa	*S. demissum*	6x	المقاومة للندوة المتأخرة والعفن الطرى و PVY
Longipedicellata	*S. stoloniferum*	4x	المقاومة للندوة المتأخرة و PVY
Megistacroloba	*S. boliviense*	2x	تحمل الصقيع ومقاومة PCN
	S. megistacrolobum	2x	تحمل الصقيع والجفاف ومقاومة العفن الطرى و PVM
	S. raphanifolium	2x	تحمل الصقيع ومقاومة PLRV
	S. sanctae-rosae	2x	تحمل الصقيع
	S. toralapanum	2x	تحمل الصقيع
Tuberosa (wild)	*S. berthaultii*	2x	المقاومة للندوة المتأخرة والمن ونطاط الأوراق
	S. canasense	2x	تحمل الصقيع
	S. gourlayi	2x, 4x	مقاومة PCN و PVM
	S. microdontum	2x	تحمل الجفاف ومقاومة الندوة المتأخرة والعفن الطرى و PKN
	S. sparispilum	2x	مقاومة التثألل والذبول البكتيرى و PVX و PCN و RKN
	S. spegazzinii	2x	مقاومة PCN
	S. sucrense	4x	مقاومة PVX و PCN

يتبع

تابع جدول (٢-٤):

الـ Series	النوع	مستوى التضاعف	الصفات الهامة (أ)
	S. vernei	2x	مقاومة الندوة المتأخرة و PCN
	S. verrucosum		مقاومة الندوة المتأخرة
Tuberosa (cultivated)	*S. phureja*		مقاومة الندوة المتأخرة والذبول البكتيرى والعفن الطرى و PVX و PVY و RKN
	S. stenotomum	2x	مقاومة الذبول البكتيرى
	S. tuberosum subsp. *andigena*	4x	مقاومة PCN والندوة المتأخرة والتثألل والعفن الطرى و PNX و PVY و RKN والجرب

أ– PCN: نيماتودا تحوصل البطاطس، و PLRV: فيرس التفاف أوراق البطاطس، و PSTV: فيرويد درنة البطاطس المغزلية، و PVM و PVX و PVY فيروسات M و X و Y البطاطس، و RKN نيماتودا تعقد الجذور.

جمع ومجموعات الجيرمبلازم

قام العالم الروسى Bukasov وزملاؤه بأول رحلة منظمة لجمع جيرمبلازم الجنس *Solanum* من أمريكا الجنوبية، وذلك فى عام ١٩٢٥. ومنذ ذلك التاريخ تم جمع وتخزين معظم تباينات الجنس فى بنوك الجيرمبلازم. وتُعد مجموعة جيرمبلازم Surgeon Bay فى وسكنسن من المجموعات الرئيسية التى تتميز بما تحويه من أنواع برية، بينما تضم مجموعة مركز البطاطس الدولى فى ليما Lima ببيرو Peru أكبر عدد من جيرمبلازم الطرز المزروعة. ومن المجموعات الكبيرة الأخرى المجموعة الروسية فى Peterburg، ومجموعة الكومنولث فى Pentlandfield بأسكتلندا، والمجموعة الألمانية – الهولندية فى Braunschweig بألمانيا، والمجموعة الألمانية فى معهد بحوث البطاطس فى Gross Luesewitz بألمانيا، والمجموعة الكولومبية فى Bogota بكولومبيا، ومجموعة الأرجنتين فى Balcarce بالأرجنتين (عن Douches & Jastrzebski ١٩٩٣).

وتضم مجموعة مركز البطاطس الدولى CIP فى بيرو أكثر من ١٣٠٠ سلالة، حوالى تُلثاها من الأنواع البرية وثُلثها من الأنواع المزروعة، وهى تضم ٧٧ من بين ٢٢٨ نوعًا معروفًا من أنواع الجنس *Solanum* المكونة للدرنات، ممثلة بأكثر من ٣٥٠٠ صنف محلى مزروع (Bradshaw & Ramsey ٢٠٠٥).

ويظهر في جدول (٢-٥) أعداد سلالات الأنواع المزروعة من الجنس *Solanum* التى يُحتفظ بها فى مركز البطاطس الدولى CIP فى بيرو.

كما يظهر في جدول (٢-٦) أعداد السلالات البدائية المزروعة والبرية المحتفظ بها فى مركز البطاطس الدولى من مختلف الأنواع، ومستوى التضاعف الكروموسومى فيها، وصفاتها الهامة، ومواطنها.

جدول (٢-٥): **أعداد سلالات الأنواع المزروعة عن الجنس *Solanum* التى يُحتفظ بها فى مركز البطاطس الدولى CIP فى ليما ببيرو (Brown ١٩٩٩)**

مستوى التضاعف	الأنواع المزروعة	عدد السلالات
٢ ن = ٢ س = ٢٤	*Solanum stenotomum*	٢٦٨
	S. phureja	١٧٠
	S. goniocalyx	٤٨
	S. × ajanhuiri	١٠
	Solanum 2 × hybrids	٥٦
٢ ن = ٣ س = ٣٦	*S.* × *chaucha*	٩٧
	S. × *juzepczukii*	٣١
٢ ن = ٤ س= ٤٨	*S. tuberosum* ssp. *andigena*	٢٦٤٤
	S. tuberosum ssp. *tuberosum*	١٤٤
	Solanum 4 × *hybrids*	٤٨
٢ ن = ٥ س = ٦٠	*S.* × *curtilobum*	١١
	المجموع	٣٥٢٧

جدول (٢-٦): أعداد السلالات البدائية المزروعة والبرية المحتفظ بها فى مركز البطاطس الدولى من مختلف الأنواع، ومستوى التضاعف الكروموسومى فيها، وصفاتها الهامة، ومواطنها (عن Ortiz ٢٠٠١).

النوع	العدد	الصفات	الموطن
السلالات البرية المزروعة			
ثنائية التضاعف **Diploids**			
S. × *ajanhuiri*	١٠	تحمل الصقيع – المرارة	بوليفيا – بيرو
S. goniocalyx	٤٨	الطعم – اللب الأصفر	بوليفيا – كوستاريكا – بيرو
S. phureja	١٧٠	غياب سكون الدرنات نسبة المادة الجافة العالية المقاومة للندوة المتأخرة و PVY	بوليفيا – كولومبيا – إكوادور المكسيك – بيرو
S. stenotomun	٢٦٨	المقاومة لـ PVY	الأرجنتين – بوليفيا – كولومبيا – الإكوادور – بيرو
ثلاثية التضاعف **Triploids**			
S. × *chaucha*	٩٧	الطعم الجيد	الأرجنتين – بوليفيا – الإكوادور – بيرو
S. × *juzepczukii*	٣١	تحمل الصقيع – المرارة	الأرجنتين – بوليفيا – بيرو
رباعية التضاعف **Telraploid** (*S. tuberosum*)			
ssp. *andigena*	٢٦٤٤	المقاومة لعديد من الآفات والأمراض (مثل الندوة المتأخرة و PVX و PVY والنيماتودا)	الأرجنتين – بوليفيا – شيلى – الإكوادور – جواتيمالا – المكسيك – بيرو فنزويلا
ssp. *tuberosum*	٤٨	التأقلم على النهار الطويل – مظهر الدرنات – المقاومة للأمراض (مثل PVX)	الأرجنتين – بوليفيا – الإكوادور – جواتيمالا – بيرو
خماسية التضاعف **Pentaploids**			
S. × *curtilobum*	١١	تحمل الصقيع – المرارة	الأرجنتين – بوليفيا – بيرو – فنزويلا
السلالات البرية ٩٣ نوع برى	١٥٠٠	المقاومة لعديد من الآفات والأمراض وتحمل الظروف البيئية القاسية	بوليفيا – البرازيل – شيلى – كولومبيا – الإكوادور – المكسيك – باراجواى – بيرو – فنزويلا

هذا.. ويوجد فى شتى أنحاء العالم أكثر من ٥٠ معهدًا علميًّا أو مؤسسة، تقوم باستكشاف جيرمبلازم البطاطس، وجمعه، وتعريفه، وتوثيقه، وحفظه، وتقييمه، وتوزيعه؛ نذكر منها – على سبيل المثال – ما يلى:

المعهد أو المؤسسة	الدولة
Dutch-German Potato Collection	ألمانيا (مدينة Braunschweig)
International Potato Center (CIP)	بيرو (مدينة Lima)
Commonwealth Potato Collection (CPC)	اسكوتلاندا – إنجلترا (مدينة Penthandfield)
Inter-Regional Potato Introduction Station	وسكنسن – الولايات المتحدة (مدينة Sturgeon- Bay)
N. I. Vavilov Institute of Plant Industry	روسيا (مدينة بطرسبرج)

يتوفر فى محطة إدخال البطاطس بالولايات المتحدة أكثر من ٤٠٠ سلالة تمثل نحو ١٠٠ نوع من أنواع البطاطس التى تكون درنات. ويتوفر فى المركز الألمانى الهولندى بألمانيا أكثر من ٢١٦٣ سلالة من الأنواع البرية، وأكثر من ١٠٦٠ صنفًا وسلالة من الأنواع المزروعة، ويتوفر فى مجموعة الكومنولث باسكتلندا أكثر من ١٣٠٠ صنفًا وسلالة من الأنواع المزروعة والبرية (عن Hermsen ١٩٨٩).

ويُحافظ الـ Leibniz Institute of Plant Genetics and Crop Plant Research على مجموعة من جيرمبلازم البطاطس البرية تتضمن أكثر من ٢٨٠٠ سلالة من ١٣٩ نوعًا نباتيًّا تنتمى إلى ١٩ سلسلة من *Solanum*، وجمعت من ١٤ دولة (Bachmann-Pfabe وآخرون ٢٠١٩).

يقع على عاتق معاهد أو بنوك الجيرمبلازم جزء كبير من مهمة تقييم الجيرمبلازم للصفات الهامة المرغوب فيها، وكذلك الصفات غير المرغوب فيها؛ لكى يتعرف عليها المربون الذين قد يرغبون فى استعمال هذا الجيرمبلازم. كما تقوم بنوك الجيرمبلازم – أيضًا – بمهمة التربية الأولية pre-breeding للجيرمبلازم الذى تحتفظ به؛ لكى يصبح فى حالة يصلح معها للإدخال فى برامج التربية. وقد تتطلب تلك المهمة إجراء بعض التلقيحات، أو الانتخاب للصفات المرغوبة، أو إجراء العمليتين معًا. وترجع أهمية التربية الأولية إلى أنها تزيد من كفاءة الاستفادة من الجيرمبلازم، وتقلل من الجهد الذى يقوم به المربون، وتمنع تكراره من قبل المربين المستعملين للجيرمبلازم (عن Foldo ١٩٨٧).

الجيرمبلازم كمصدر للصفات الهامة

تحتوى مختلف الأنواع البرية التابعة للجنس *Solanum* على ذخيرة من الصفات المرغوبة التى يمكن أن تفيد فى تحسين البطاطس؛ ومن أمثلة ذلك ما يلى:

المقاومة للأمراض والآفات

تتوفر المقاومة للندوة المتأخرة (التى يسببها الفطر *Phytophthora infestans*) فى كل من الجيلامبلازم المكسيكى، والجيرمبلازم الذى ينمو بريًّا فى جبال الإنديز على حد سواء. ويتوفر فى كلا المصدرين كل من المقاومة الخاصة ضد سلالات معينة race specific، والمقاومة العامة ضد مختلف السلالات race nonspecific. وتوجد المقاومة الخاصة فى أنواع معينة — على وجه التخصيص — منها: *S. cardiophyllum*، و *S. demissum*، و *S. edinense*، و *S. stoloniferum*، و *S. verrucosum*. أما المقاومة العامة ضد مختلف السلالات — التى تُعطى اهتمامًا متزايدًا فى برامج تربية البطاطس — فإنها تتوفر فى أنواع معينة؛ منها: *S. berthaultii*، و *S. chacoense*، و *S. circaeifolium*، و *S. demissum*، و *S. microdontum*، و *S. pinnatisectum*، و *S. stoloniferum*، و *S. vernei*.

وتتوفر مقاومة الندوة المبكرة (التى يسببها الفطر *Alternaria solani*) فى الأنواع *S. bulbocastanum*، و *S. chacoense*، و *S. tarjense*.

وتوجد المقاومة لمرض تثألل البطاطس Potato wart (الذى يسببه الفطر *Synchytrium endobioticum*) فى عدة أنواع؛ منها: *S. acaule*، و *S. berthaultii*، و *S. boliviense*، و *S. gourlayi*، و *S. spegazzinii*، و *S. sucrense*، *S. vernei*.

هذا.. إلا أن معظم برامج تربية البطاطس — التى تجرى لمقاومة هذا المرض — تعتمد على المقاومة التى تتوفر فى أصناف البطاطس التجارية.

كما تتوفر المقاومة لعفن الجذر الفيوزارى فى الأنواع: *S. sparsipilum*، و *S. tarijense*، و *S. tuberosum* ssp. *andigena*، والمقاومة للذبول الفيوزارى فى الأنواع:

S. acaule، و *S. kurtzianum*، و *S. spegazzinii*، ومقاومة ذبول فيرتسيلليم فى النوعين: *S. chacoense*، و *S. kurtzianum*.

وبالنسبة للأمراض البكتيرية.. تتوفر مقاومة مرض الساق السوداء (الذى تسببه البكتيريا *Erwinia carotovora*) فى الأصناف التجارية، وفى الأنواع: *S. acaule*، و *S. chacoense*، و *S. microdontum*، و *S. vernei*، وغيرها، كما توجد فى *S. tuberosum* ssp. *andigena*. كذلك تتوفر مقاومة الجرب العادى الذى تسببه البكتيريا *Stereptomyees* ssp. فى عدة أنواع منها: *S. tubercoense*، و *S. commersonii*، و *S. jamesii*، وكذلك فى *S. tuberosum* ssp. *andigena*، وفى بعض أصناف البطاطس التجارية. أما مرض العفن الحلقى (الذى تسببه البكتيريا *Corybebacterium sepedonicum*) .. فإنه يقاوم — حاليًّا — بالتشريعات الزراعية، إلا أن المقاومة تتوفر فى عدة أنواع، منها: *S. chacoense*، و *S. demissum*، و *S. jamesii*.

وأخيرًا.. فإن مقاومة مرض الذبول البكتيرى (الذى تسببه البكتيريا *Ralstonia solanacearum*) تتوفر فى الأنواع *S. chacoense*، و *S. microdontum*، و *S. Phureja* (حيث الصفة سائدة ويتحكم فيها عددًا قليلاً من الجينات)، و *S. sparsipilum*.

كذلك توجد مقاومة لمختلف الأمراض الفيروسية فى عدة أنواع من الجنس *Solanum*. فتتوفر المقاومة لفيرس التفاف أوراق البطاطس Potato leaf roll virus (وهى صفة كمية) فى كل من الأنواع *S. acaule*، و *S demissum*، و *S. tuberosum* ssp. *andigena*، *S. stolniferum*، وفى نوعين آخرين لا يكونان درنات؛ هما: *S. brevidens*، و *S. etuberosum*. وتتوفر المقاومة التامة extreme resistance لفيرس × البطاطس (PVX) فى الأنواع: *S. acaule*، و *S. berthaultii*، و *S. brevicaule*، و *S. rijense*، و *S. tuberosum* ssp. *andigena*. وتوجد صفة فرط الحساسية

hypersensitivity (أو مقاومة الحقل field resistance) لفيرس Y البطاطس (PVY) فى الأنواع: *S. demissum*، و *S. phureja*، و *S. stoloniferum*، وكما تتوفر المقاومة القصوى extreme resistance لنفس الفيرس (وهى صفة بسيطة) فى الأنواع: *S. acaule*، و *S. chacoense*، و *S. gourlayi*، و *S. stoloniferum*. كذلك تتوفر المقاومة لفيرس M البطاطس PVM (وهى صفة يتحكم فيها عدد قليل من الجينات) فى النوع *S. gourlayi*، وتوجد المقاومة لفيرويد الدرنة المغزلية spindle tuber viroid فى كل من الأنواع: *S. guerreroense*، و *S. hjertingii*، و *S. Itidissectum*.

وبالنسبة للأمراض التى تسببها النيماتودا.. فإن المقاومة للنيماتودا الذهبية *Globodera rostochiensis*، و *G. pallida* (وهى صفة بسيطة) تتوفر فى أكثر من ٢٠ نوعًا منها: *S. berthaultii*، و *S. gourlayi*، و *S. leptophyes*، و *S. multidissecum*، و *S. oplocense*، و *S. spegazzinii*، و *S. sucrense*، و *S. tuberosum* ssp. *andigena*. وكذلك تتوفر المقاومة لنيماتودا تعقد الجذور *Meloidogyne* ssp. فى عدة أنواع منها: *S. bulbocastanum*، و *S. cardiophyllum*، و *S. chacoense*، و *S. hjertingii*، و *S. kurtzianu*، و *S. microdontum*، و *S. tuberosum* ssp. *andigena*.

أما بالنسبة للآفات الحشرية.. فقد وجدت مقاومة المن (التى تعنى — أيضًا — مقاومة الفيروسات التى ينقلها المن) فى عدة أنواع؛ منها: *S. neocardenassi*، و *S. berthaultii*. ووجدت المقاومة لفراشة درنات البطاطس فى عدة أنواع، منها: *S. stenotomum*، و *S. tuberosum* ssp. *andigena*، و *S. sparsipilum*، و *S. tarijense*، و *S. phureja*، و *S. sucrense*. أما المقاومة لخنفساء كلورادو.. فتوجد فى النوعين *S. chacoense*، و *S. demissum* (عن Foldo ١٩٨٧، و Hermsen ١٩٨٧).

تحمل الظروف البيئية القاسية

تتوفر المقاومة للصقيع فى ٣٥ نوعًا — على الأقل — من تلك التى تنمو على ارتفاعات تزيد على ٣٥٠٠ م عن سطح البحر، مثل:

S. ajanhuiri — *S. acaule* (يعد أهم مصادر المقاومة للصقيع)

S. curtilobum — *S. boliviense*

S. juzepczkii — *S. etuberosum* (لا يكون درنات)

S. raphanifolium — *S. pumilum*

S. sactae-rosea

وتتوفر المقاومة للحرارة والجفاف فى الأنواع التى تنمو فى المناطق الحارة الجافة مثل:

S. commersonii — *S. chacoense*

S. ochoae — *S. gourlayi*

S. tarijense — *S. spegazzinii*

صفات الجودة

تتميز درنات النوع *S. phureja* بارتفاع محتواها من البروتين، كما تتميز هى ودرنات النوعين: *S. chacoense*، و *S. goniocalyx* بالقدرة على التخزين فى درجات الحرارة المنخفضة، دون أن يزداد فيها تراكم السكريات المختزلة بشكل ملحوظ، كما يحدث فى البطاطس التجارية. كذلك تتميز درنات النوع *S. vernei* بارتفاع محتواها من النشا.

ويبين جدول (٢-٧) مدى شيوع الصفات الاقتصادية الهامة — خاصة صفات المقاومة للأمراض والآفات — فى أنواع البطاطس البرية.

جدول (٢–٧): مدى شيوع الصفات الاقتصادية الهامة – خاصة صفات المقاومة للأمراض والآفات – فى أنواع البطاطس البرية (عن Bamberg & del Rio ٢٠٠٥).

الصفة	عدد الأنواع المختبرة	عدد العشائر المختبرة	عدد العشائر المقاومة	نسبة العشائر المختبرة التى أظهرت الصفة
فيرس التفاف أوراق البطاطس	٦٣	٢٤٧٧	٤٠٤	١٦
فيرس S البطاطس	١٥	١١٥	١٩	١٧
فيرس X البطاطس	٢٠	٤٣٠	٧٩	١٨
فيرس Y البطاطس	٢٧	٣٨٨	١٠١	٢٦
فيرس موزايك التبغ	٤	٢٤	٤	١٧
فيرس خشخشة البطاطس	١٩	٤٢	٢٢	٥٢
اللفحة المبكرة	٤٣	٦٧٦	٧٧	١١
العفن الفيوزارى الجاف	١	٢٠٩	٣٩	١٩
اللفحة المتأخرة	١٩	٦٨٧	١٥٦	٢٣
الرايزكتونيا	١٢	٢١٠	١٨	٩
ذبول فيرتسيليم	٨١	١٢٣٩	٦٥٩	٥٣
التثألل	٤٤	٢٠٠	١٠٧	٥٤
الذبول البكتيرى	١٣	١٨٦٢	٥٨	٣
الجذع الأسود	٧٣	٤٢٣	٢٦٨	٦٣
العفن الحلقى	٧٥	١٨٥٣	٤٥٤	٢٥
نيماتودا تعقد الجذور الكولومبى	٢٨	٣٩٠	٦٥	١٧
نيماتودا التحوصل الذهبية	٢١	٤٨١	٤٨	١٠
نيماتودا تعقد الجذور	٤٨	١٩٧	١٣٥	٦٩
خنفساء بطاطس كلورادو	٥٩	١٠٦٤	٣٢٣	٣٠
خنفساء البطاطس البرغوثية	٤٩	١٣٠٥	٢٦٦	٢٠
منّ البطاطس	٦٩	١٦١٨	٣١٠	١٩

يتبع

تابع جدول (٢–٧)

الصفة	عدد الأنواع المختبرة	عدد العشائر المختبرة	عدد العشائر المقاومة	نسبة العشائر المختبرة التى أظهرت الصفة
نطاط أوراق البطاطس	٧٦	١٣٦٠	٣٧٨	٢٨
منّ الخوخ الأخضر	٣٣	١٢٩٠	١٢٠	٩
شدّ البرودة	٣٩	٢٧٦١	٧٤٤	٢٧
شدّ الحرارة	٣٢	٣١٨	٧٢	٢٣

ونقدم — فيما يلى — قائمة بالمصادر البرية والمزروعة لمختلف الصفات الاقتصادية الهامة التى تتعلق بالمقاومة لمختلف الأمراض والآفات، وتحمل الظروف البيئية السائدة (Hawkes ١٩٩٠، و ١٩٩٤):

المقاومة — Fungus resistance

الندوة المتأخرة — *Phytophthora infestans* (late blight)

S. berthaultii, S. bulbocastanum, S. circaeifolium,S. dimissum, S. microdontu, S. tarijens, S. tuberosum subsp. *andigena, S. vernei, S. verrucosum*

التثألل — *Synchytrium endobioticum* (wart)

S. tuberosum (both subspecies), also to R2 and R3 races in a range of wild species from Bolivia including *S. acaule*, *S. sparsipilum* (and *S. spegazzinii* from Argentina)

الجرب العادى — *Streptomyces scabies* (common scab)

S. chacoense, S. commersonii, S. yungasense and various cultivated species

المقاومة — Bacterial resistance

الذبول البكتيرى — *Pseudomonas solanacearum* (bacterial wilt)

Promising species are, in particular, *S. chacoense and S. sparsipilum,* Resistance is also found in *S. microdontum, S. phureja and S. stenotomum*

يتبع

تابع:

Erwinia carotovora (soft rot; blackleg)	العفن الطرى والجذع الأسود
Resistance found in some accessions of *S. bulbocastanum, S. chacoense, S. demissum, S. hjertingii, S. leptophyes, S. megistacrolobum, S. microdontum, S. phureja, S. pinnatisectum, S. tuberosum subsp. andigena, etc.*	
Virus resistance	المقاومة للفيروسات
Potato virus X	فيرس X البطاطس
S. acaule, S. chacoense, S. curtilobum, S. phureja, S. sparsipilum, S. sucrense, S. tarijense, S. tuberosum subsp. andigena, and several other species (Hawkas and Hjerting, 1989)	
Potato virus Y	فيرس Y البطاطس
S. chacoense, S. demissum, S. phureja, S. stoloniferum, S. tuberosum subsp. andigena (Ross, 1986)	
Potato leaf roll virus	فيرس التفاف أوراق البطاطس
S. acaule, S. brevidens, S. etuberosum, S. raphanifolium	
Spindle tuber viroid	
S. acaule from Peru (good resistance), *S. berthaultiil, S. guerreroense*	
Insect resistance	المقاومة للحشرات
Leptinotarsa decemineata (Colorado beetle)	خنفساء كولورادو
S. berthaultii, S. chacoense, S. commersonii, S. demissum, S. polyadenium, S. tarijense	
Myzus persicae, Macrosiphum euphorbiae (aphids)	المن
S. berthaultii, S. bukasovii, S. bulbocastanum, S. chomatophilum, S. infundibuliforme, S. lignicaule, S. marinasense, S. medians, S. multidissectum, S. stoloniferum	

يتبع

تابع:

Nematode resistance

نيماتودا التحوصل — *Globdera rostochiensis*, *G. pallida* (potato cyst nematode)

S. acaule, S. boliviense, S. bulbocastanum, S. capsicibaccatum, S. cardiphyllum, S. gourlayi, S. oplocense, S. sparsipilum, S. spegazzinii, S. sucrense, S. vernei and several other species from Bolivia and Argentina

نيماتودا تعقد الجذور — *Meloidogyne incognita* (root-knot nematode)

S. chacoense, S. curtilobum, S. microdintum, S. phureja, S. spaisipilum and S. tuberosum subsp. andigena

الصفات الفسيولوجية — Physiological characters

تحمل الصقيع — Frost

S. acaule, S. ajanhuiri, S. boliviense, S. brachistotrichum, S. brevicaule, S. brevidens, S. canasense, S. chomatophlium, S. commersonii, S. curtilobum, S. demissum. S. juzepczukii, S. megistacrolobum. S. multidissectum, S. raphanifoilium, S. sancate-rosae, S. toralapanum and S. vernei, By far the greatest frost resiter is *S. acaule*

تحمل الحرارة والجفاف — Heat and drough

S. acaule, S. bulbocastanum, S. chacoense, S. megistacrolobum, S. microdontum, S. papita, S. pinnatisectum and *S. tanjense*

عدم اسوداد الدرنات — Lack of tuber blackening

S. hjertingii

إكثار وحفظ الجيلامبلازم

يحفظ جيرمبلازم البطاطس إما جنسيًّا فى صورة بذور حقيقية أو حبوب لقاح، وإما لا جنسيًّا فى صورة سلالات خضرية من خلال مزارع الأنسجة أو الإكثار الخضرى العادى بالدرنات.

الحفظ على صورة بذور حقيقية وحبوب لقاح

يعتبر حفظ الجيرمبلازم بالبذور الحقيقية أسهل وأقل تكلفة من وسائل الحفظ بالأجزاء الخضرية، كما تجعل من السهل المحافظة على الجيرمبلازم خاليًا من الإصابات الفيروسية؛ نظرًا لأنه لا ينتقل عن طريق البذور سوى عدد قليل من الفيروسات؛ هى على وجه التحديد: فيرس T البطاطس (PVT)، وفيرس إنديز البطاطس الكامن Andean Potato Latent virus، وفيرويد الدرنة المغزلية Spindle Tuber Viroid. كذلك.. فإن حفظ الجيرمبلازم فى صورة بذور حقيقية يسهل حركته وتداوله بين الباحثين، ويجنبهم مشاكل الحجر الزراعى.

وفضلاً على ذلك.. فإن البذور الحقيقية وحبوب اللقاح ذات نسبة الرطوبة المنخفضة يمكن حفظها فى درجات الحرارة المنخفضة لسنوات عديدة. هذا إلا أن حفظ الجيرمبلازم على هاتين الصورتين (البذور الحقيقية، وحبوب اللقاح) لا يكون عمليًّا إلا عند الرغبة فى مجرد حفظ كل التباينات الوراثية — بشكل عام — دون الاهتمام بتركيب وراثى بعينه.

وقد أُجريت دراسة على خصائص الإزهار فى ٦٦٧ سلالة من البطاطس المزروعة *S. tuberosum* ssp. *tuberosum* من ٢٥ دولة — بغرض إكثارها جنسيًّا —، ووُجد ما يلى:

١- أزهرت غالبية السلالات (٥٨,٣٪) بغزارة.

٢- لم تُزهر ٢٠,٤٪ من السلالات كلية.

٣- تراوح عدد الأسابيع حتى الإزهار بين ٦، و ١٥ أسبوعًا، وكان إزهار غالبيتها (٦٦,٥٪) فى خلال ٨-٩ أسابيع من الزراعة.

٤- تراوحت مدة الإزهار بين أسبوع واحد، وعشرة أسابيع، وكان إزهار غالبيتها (٦٨,١٪) لمدة ١-٤ أسابيع فقط.

٥- كانت ٣٢٪ من السلالات المزهرة عقيمة الذكر كلية.

٦- بلغت أقصى خصوبة ذكرية ٩٠٪ فقط.

٧- لم يلاحظ أى عقد للثمار فى ٣١٫٨٪ من السلالات المزهرة.

٨- كانت ٥٤٫٣٪ فقط من السلالات خصبة ذكريًّا وأنثويًّا ويمكن استخدامها كآباء أو أمهات فى التهجينات.

٩- كان السقوط المبكر للبراعم أهم أسباب العقم.

وكانت تلك الصفات مستقلة وذات طبيعة كمية فى وراثتها (Gopal ١٩٩٤).

ويؤدى التسميد الجيد لأنواع الجنس *Solanum* التى يُرغب فى حفظها بالبذور إلى مضاعفة متوسط محصول البذور التى يمكن الحصول عليها منها، لكن ذلك لا ينتج عنه تحسنًا فى نوعية البذور (Bamberg وآخرون ٢٠١٧).

ويجب تصميم نظام حفظ البذور الحقيقية بحيث يكون تجديد حيوية البذور فى أضيق الحدود، مع تجنب حدوث انحراف وراثى genetic drift ويبدو أن إكثار بذور ٢٠ نباتًا من كل سلالة يؤمِّن عدم حدوث انحراف — أو انجراف — وراثى.

وتحتفظ البذور بحيويتها جيدًا بالتخزين فى حرارة منخفضة مع مستوى رطوبى منخفض فى باكتات من البوليستر المدعم معدنيًّا metalized polyester على حرارة ١-٣°م؛ حيث يمكن حفظ حيوية البذور فى تلك الظروف لمدة لاتقل عن ٢٨ سنة.

كما ثبت أن بذور البطاطس يمكن أن تتحمل التخزين فى النيتروجين السائل (عن Tarn وآخرين ١٩٩٢).

هذا.. ويُوجد حوالى ١٠٠ نوع برى من الجنس *Solanum* تُكثر فى بنوك الجيرمبلازم بالبذور، وهى التى تُستخدم فى حفظ ذلك الجيرمبلازم وتداوله لأغراض البحوث والتربية. هذا.. إلاّ إن بعض لوطات البذور تكون بطيئة الإنبات أو منخفضة فى نسبة الإنبات حتى ولو عُرِّضت للمعاملات التى تعطى أفضل إنبات، مثل معاملة تباين الحرارة بين ٢٠°م نهارًا (١٠ ساعات)، و ٦°م ليلاً (١٤ ساعة/ Bamberg ٢٠١٨).

الحفظ بالإكثار الخضرى بالدرنات

نظرًا لأن البطاطس على درجة عالية من عدم التجانس الوراثى highly heterozygous، لذا.. فإنه من الأفضل حفظ التركيب الوراثى المرغوب ذاته، وهو أمر لا يتأتى إلا باتباع وسائل الإكثار الخضرى.

ولا يخفى أن إدامة السلالات الخضرية بالإكثار الخضرى — سواء أتم ذلك فى الصوبات، أم فى الحقل — يحمل معه مخاطر الإصابة بالفيروسات (عن Tarn وآخرين ١٩٩٢).

الحفظ على صورة مزارع أنسجة

كانت طريقة الإكثار بالدرنات هى السائدة إلى عهد قريب، حتى بدأ الاهتمام بوسائل حفظ الجيرمبلازم على صورة مزارع أنسجة (خالية أو غير خالية من الفيروسات). تتميز هذه المزارع بإمكان حفظها لمدة ٢–٣ سنوات دون الحاجة إلى شتلها، كما يسهل تداولها (كمزارع القمة الخضرية الميرستيمية Shoot tip or meristem cultures، ومزارع العقل الساقية cultures of nodal cuttings)، وربما يمكن حفظها لأجل طويل فى درجات الحرارة الشديدة الانخفاض (cryo-preservation)؛ كالحفظ فى النيتروجين السائل (عن Foldo ١٩٨٧).

يتعين التحكم فى الظروف البيئية لجعل النمو فى مزارع الأنسجة عند حده الأدنى؛ فلا يحتاج الأمر لتجديدها إلاّ على فترات متباعدة؛ فنجد أن خفض الحرارة التى تخزن عليها المزارع من المدى الطبيعى من ١٨–٢٢°م إلى ٦°م يؤدى إلى تحقيق ذلك الهدف، ولكن يتعين الحرص من عدم التمادى فى تعريض المزارع لظروف الشدِّ. هذا.. إلاّ أن تلك الظروف لا تمنع حدوث تغيرات وراثية فى مزارع الأنسجة المخزنة لفترات طويلة، مثلما يحدث فى حالة التخزين الطويل الأمد للبذور.

ولقد استُخدمت مثبطات النمو على نطاق واسع فى تخزين مزارع أنسجة جيرمبلازم البطاطس.

كذلك فإن التخزين فائق البرودة cryopreservation لمزارع أنسجة البطاطس أمر ممكن (عن Tarn وآخرين ١٩٩٢) ويُستخدم التبريد الفائق فى النيتروجين السائل cryopreservation — بصورة روتينية — لأجل حفظ جيرمبلازم أصناف البطاطس؛ علمًا بأن معدل البقاء بعد ثلاث سنوات من التخزين بلغ حوالى ٨٢٪ (Schäfer-Memuhr وآخرون ١٩٩٦).

تبادل الجيرمبلازم والحجر الزراعى

يعد تبادل جيرمبلازم البطاطس من الأمور الضرورية لتحقيق أكبر استفادة ممكنة من الأنواع المحلية، والأصناف المتميزة، والسلالات المنتخبة لأغراض البحث العلمى. وقد أدى تطوير نظام محكم للحجر الزراعى إلى منع انتشار الأمراض والآفات الخطيرة. وفى ظل هذا النظام يتعين إجراء اختبارات موسعة للمادة النباتية المستوردة.

وبينما يحل ذلك مشكلة الجيرمبلازم المستورد فى صورة خضرية، فإن معظم جيرمبلازم أنواع الجنس *Solanum* توزع كبذور حقيقية، وهى التى ينتقل عن طريقها أربعة فيروسات وفيرويد الدرنة المغزلية؛ الأمر الذى قد يساعد فى انتشار تلك المسببات المرضية.

ويتعين إجراء اختبارات موسعة على مزارع الأنسجة المتبادلة للأغراض البحثية لتجنب انتشار تلك المسببات المرضية من فيروسات وفيرويدات (عن Tarn وآخرين ١٩٩٢).

استخدامات الجيرمبلازم البرى فى التربية

تحتوى معظم أصناف البطاطس على صفات نُقلت إليها من مصادر غير محسنة أو برية. وعلى سبيل المثال.. تحتوى معظم أصناف البطاطس المقاومة لفيرس واى البطاطس على الجين Ry_{sto}، الذى حُصِلّ عليه من سلالات من *S. stoloniferum*. وفى معظم الأصناف المقاومة للجرب، يمكن إرجاع المقاومة إلى الصنف الألمانى القديم Richter's Jubel أو إلى أصله الذى تحدَّر منه، مثل الصنف Hindenberg. وفى كثير من الأصناف المقاومة للطراز الباثولوجى Ro1 من نيماتودا التحوصل يمكن إرجاع المقاومة إلى

جين واحد سائد من سلالة مجموعة الكومنولث CPC 1673 من *S. tuberosum* ssp. *andigena*، وهى التى كانت فى الأصل من بذور حقيقية حُصِلَ عليها من الصنف Polo من Group Andigena من بوليفيا (عن Tarn وآخرين ١٩٩٢).

وبذا.. فإن جينوم البطاطس يدخل فيه جينات نُقلت إليه من أنواع برية قليلة، تشمل: *S. tuberosum* ssp. *andigema* (٤س)، و *S. demiseum* (٦س)، و *S. acaule* (٤س)، و *S. phureja* (٢س)، و *S. chacoense* (٢س)، و *S. spegazzinii* (٢س)، و *S. stoloniferum* (٤ س)، و *S. vernei* (٢س)، وكذلك نُقلت جينات بدرجة أقل — وفى حدود ضيقة — من كل من: *S. microdontum* (٢ س)، و *S. sparsipilum* (٢س)، و *S. verrucosum* (٢س)، و *S. commersonii* (٢ س)، و *S. maglia* (٢ س)، لكن يُذكر أن ما لا يقل عن ٩٧ صنفًا أوروبيًّا تحتوى على جينات من واحد أو أكثر من تلك الأنواع البرية (عن Douches & Jastrzebski ١٩٩٣).

وقد أظهر حصر أُجرى عام ١٩٨٩ أن ١١ نوعًا بريًّا استُخدمت فى إنتاج ١٢٤ صنف تجارى فى أمريكا الشمالية حتى ذلك التاريخ (عن Plaisted وآخرين ١٩٩٤).

ونتيجة للاستخدام الكثيف للنوع *S. demissum* فى التهجين الرجعى مع أصناف *S. tuberosum* كآباء لهجن *S. demissum* × *S. tuberosum* فإن عددًا كبيرًا من أصناف البطاطس التجارية الحالية توجد فى سيتوبلازم *S. demissum* ويبدو — كذلك — أن *S. demissum* أسهم فى زيادة المحصول فى الأصناف التى استخدم فى إنتاجها (عن Tarn وآخرين ١٩٩٢).

مصادر إضافية فى موضوع الفصل الثانى

لمزيد من التفاصيل حول المواضيع التى نُوقشت فى هذا الفصل يمكن الرجوع لما يلى:

Cooper وآخرين (٢٠٠١): بخصوص جيرمبلازم البطاطس والأنواع البرية ومصادر الصفات.

Ortiz (٢٠٠١): بخصوص التباينات الوراثية للجنس *Solanum* واستخداماتها.

Hawkes (١٩٩٠): بخصوص نشأة البطاطس وتبايناتها والثروة الوراثية.

Hermanova وآخرين (٢٠٠٧): بخصوص الأنواع البرية ووضعها التقسيمى والاستفادة منها فى التربية.

Bamberg & del Rio (٢٠٠٥): بخصوص الجيرمبلازم وطرق حفظه.

Ortiz (١٩٩٨): بخصوص الأنواع البرية، وأهميتها، وتربية البطاطس من خلال التحكم فى مستوى التضاعف.

Kaczmarczyk وآخرون (٢٠١١): بخصوص حفظ القمة الميرستيمية لجيرمبلازم البطاطس بالتجميد الفائق cryopreservation.

Hawkes (١٩٧٨)، و Ross (١٩٨٠): بخصوص التوزيع الجغرافى لأنواع الجنس *Solanum*، ووصفها المورفولوجى، ووضعها التقسيمى، وأعداد كروموسوماتها، وإمكانات التهجين بينها.

الفصل الثالث

التهجينات النوعية

إجراءات تمهيدية قبل القيام بالتهجينات النوعية الجنسية

يصعب إجراء عديد من التهجينات النوعية فى الجنس *Solanum*، وربما لا يمكن إنتاج عدد كافٍ من البذور لعزل التراكيب الوراثية المرغوبة؛ لذا.. فإنه يفضل — دائمًا — قبل محاولة إجراء التلقيحات النوعية البعيدة اتباع الخطوات التالية:

١- تقييم النوع البرى جيدًا بالنسبة للصفات المرغوبة التى يراد نقلها منه.

٢- تجميع الجينات المرغوبة التى تتحكم فى صفات مختلفة — والتى توجد فى سلالات مختلفة من النوع البرى — فى سلالة واحدة.

٣- تجميع وتركيز الجينات التى تتحكم فى الصفة الكمية الواحدة — والتى توجد فى سلالات مختلفة من النوع البرى — فى سلالة واحدة.

٤- دراسة وراثة الصفات المرغوبة فى النوع البرى؛ ليمكن تجنب المشاكل التى قد تنشأ من النسب الانعزالية غير العادية.

ويلزم — قبل الحكم على ما إذا كان الهجين النوعى ناجحًا أم غير ناجح — محاولة إجرائه مع سلالات مختلفة من النوع البرى، وفى ظروف بيئية متباينة. وقد يتطلب الأمر الاستعانة بأنواع قنطرية bridge species لتُهجَّن مع النوع البرى المرغوب، ثم يهجن الهجين النوعى الناتج من ذلك مع البطاطس؛ الأمر الذى قد يؤدى إلى فقد نسبة كبيرة من الجينات المرغوبة إن لم تظهر فى الانعزالات (Sneep & Hendriksen ١٩٧٩).

ويتعين — قبل اختيار النوع البرى الذى يرغب فى تلقيحه مع البطاطس — أخذ الأمور التالية فى الحسبان:

١– درجة الصلة بالنوع *S. tuberosum*:

تساعد القرابة والصلة الشديدتان — بين النوع البرى والبطاطس المزروعة — على سهولة إجراء التلقيحات، وسهولة نقل الجينات المرغوبة. أما الأنواع البرية البعيدة الصلة بالبطاطس.. فلا ينصح باستعمالها إلا إذا كانت تحمل جينات هامة للغاية لا تتوفر فى أى من الأنواع الأكثر قربًا من البطاطس؛ ويرجع السبب فى ذلك إلى أن الأنواع البعيدة يصعب — غالبًا — أو يستحيل تلقيحها مع البطاطس؛ الأمر الذى يتطلب محاولة إجراء التلقيح على نطاق واسع، أو تغيير مستوى التضاعف، أو استعمال أنواع قنطرية للمساعدة على نجاح التلقيح، أو اللجوء إلى الهجن الجسمية.

٢– مستوى التضاعف:

تعتبر الحالة الثنائية diploidy أنسب مستويات التضاعف لإجراء التلقيحات النوعية لنقل الصفات المرغوبة؛ ولذا.. فإن من الضرورى تربية سلالات ثنائية جيدة الصفات من *S. tuberosum*؛ لاستخدامها كآباء فى التلقيحات مع كل من الأنواع الثنائية والأنواع المتضاعفة هجينيًّا allopolyploids.

ويذكر أن الأنواع الهجينية التضاعف الرباعية allotetraploids تتهجن بسهولة مع البطاطس الثنائية diploid، بينما يكون من الصعب كثيرًا تلقيحها مع البطاطس العادية الذاتية التضاعف الرباعية autotetrapolid. ويشترط لنجاح التلقيح الأخير مضاعفة البطاطس الرباعية لتصبح ثمانية التضاعف octaploid قبل إجراء التلقيح.

٣– طرز ومستويات ووراثة حالات المقاومة ووراثة الصفات الهامة المرغوب فيها:

بينما يسهل نقل الصفات البسيطة السائدة.. فإن الصفات الكمية يكون من الصعب نقلها، وتزداد درجة الصعوبة مع زيادة عدد الجينات التى تتحكم فى الصفة. هذا برغم أن المقاومة الكمية للآفات تكون أشمل وأعم لمعظم سلالات الطفيل أو كلها، وتبقى لفترات طويلة دون أن تُفقد، بعكس المقاومة البسيطة التى تكون — غالبًا — متخصصة ضد سلالة معينة من الطفيل، وتفقد فى غضون سنوات قليلة من إدخال الصنف المقاوم فى الزراعة.

واعتمادًا على ما سبق بيانه.. فإن أفضلية اختيار الأنواع التى تهجن مع البطاطس فى برامج التربية تكون حسب الترتيب التنازلى التالى:

١- الطرز الثنائية dihaploid من البطاطس *S. tuberosum*.

٢- الطرز البدائية الثنائية والرباعية من البطاطس.

٣- الأنواع البرية الثنائية من سلسلة Tuberosa.

٤- الأنواع البرية الثنائية من سلسلتى Commersoniana، و Megistacroloba.

٥- الأنواع الذاتية التضاعف الرباعية alloteoraploid من سلسلة Longipedicellata.

٦- الأنواع السداسية التضاعف hexaploid من سلسلة Tuberosa.

٧- الأنواع السداسية التضاعف من سلسلة Demissa.

٨- الأنواع الثنائية التضاعف من أنواع السلاسل البعيدة.

٩- الأنواع العديدة التضاعف من أنواع السلاسل البعيدة (عن Hermsen ١٩٨٧).

وسائل التغلب على صعوبة إجراء الهجن النوعية

إن من أهم معوقات التهجين بين الأنواع فى العشائر الطبيعية تفاوت الأنواع فى موعد الإزهار، ووجود عوائق سيتولوجية تؤدى إلى عقم الجيل الأول الهجين، وانهيار نباتات الجيل الثانى الهجين مما يعطى نباتات جيل ثانٍ قليلة الخصوبة والحيوية.

وعمومًا.. توجد مجموعتان رئيسيتان يصعب تهجينهما. تتضمن المجموعة الأولى السلاسل: Morrelioformia، و Bulbocastana، و Pinnatisecta، وتضم المجموعة الثانية السلاسل: Commersoniana، و Circaeifolia، و Conicibaccata، و Piurana، و Acaulia، و Demissa، و Longipedicellata، و Couneolata، و Megistacroloba، و Tuberosa. ومع ذلك فقد أمكن أحيانًا — باستعمال الأنواع القنطرية — التغلب على العقم بين أنواع من المجموعتين (Opena ١٩٩٠).

يتوفر أكثر من ٢٠٠ من الأنواع البرية القريبة من البطاطس، والتى تحتوى على عديد من الصفات الاقتصادية الهامة، إلاّ أن تهجين معظم تلك الأنواع مع البطاطس يُواجه بعديد من المصاعب مثل معوقات القلم style والتضاعف، ورقم توازن الإندوسبرم. ولقد وُجد عندما أجريت تهجينات وتهجينات عكسية بين البطاطس وأكثر من ٤٠٠ سلالة برية أن عدد البذور/ثمرة ازداد مع زيادة التقارب بين تلك الأنواع والبطاطس، إلاّ أن تلقيحات قليلة كانت ناجحة على الرغم من التنبؤ بفشلها باعتبار اختلافات التضاعف ورقم توازن الإندوسبرم (Jackson & Hanneman ١٩٩٩).

ولقد أصبح من الممكن نقل جينات من أى نوع من الجنس *Solanum* إلى البطاطس بتغيير مستوى التضاعف الفعال كما يتحدد برقم توازن الإندوسبرم EBN، أو بزراعة الأجنة، أو بطريقة دمج البروتوبلاست. ونظرًا لأن معظم الأنواع البرية ثنائية التضاعف وتتلقح بسهولة مع الـ dihaploids (التى تحتوى على مجموعتين من الكروموسومات) من *S. tubersum* (وكلاهما 2 EBN)، فإنه يوجد مجال للتربية على المستوى الثنائى التضاعف قبل الرجوع إلى المستوى الرباعى التضاعف (عن Bradshaw وآخرين ٢٠١٠).

تُعد الأنواع البرية من الجنس *Solanum* القريبة من البطاطس مصادر جيدة للجينات المؤثرة فى النمو والمحصول وصفات الجودة كما أسلفنا، كما تُعد مصدرًا للتنوع الوراثى. وفى معظم الحالات يمكن التنبؤ بمدى إمكان نجاح التلقيحات النوعية اعتمادًا على رقم توازن الإندوسبرم endosperm blalance number (اختصارًا: EBN) أو مستوى التضاعف الفعَّال فى الآباء. وترجع عوائق التلقيحات بين البطاطس ومعظم الأنواع البرية إلى الاختلافات بينها فى الـ EBN؛ الأمر الذى يمكن تداركه بسهولة بالتحكم فى مستوى التضاعف وباستخدام الأنواع القنطرية. ومن أكثر وسائل التحكم فى مستوى التضاعف إنتاج النباتات الأحادية (أى تقليص مستوى التضاعف إلى النصف)؛ لتقليل الـ EBN، وإنتاج الجاميطات الـ ٢ ن لزيادة الـ EBN.

ومن الوسائل الأخرى لإنتاج هجن نوعية خصبة التلقيح المختلط (mentor pollination)، وفصل الأجنة وزراعتها فى بيئات صناعية، وانتخاب التراكيب الوراثية المتوافقة، والإندماج الجسمى somatic mutation (عن Jansky ٢٠٠٦).

اللجوء إلى الأنواع القنطرية لإجراء التهجينات النوعية الجنسية

يُوجد اعتقاد لدى مربى البطاطس بإمكان إجراء الهجن النوعية — بين البطاطس المزروعة ومعظم الأنواع البرية — إذا أمكن تعديل مستوى التضاعف فى أى من الأبوين إلى المستوى الذى يسمح بإجراء التهجين النوعى.. إلا أن بعض الأنواع البرية الغنية بمحتواها من الجينات الهامة لم يمكن إخضاعها لتلك القاعدة. ونضرب مثالاً على ذلك.. النوعين *S. brevidens*، و *S. etuberosum*.. فكلاهما يعد مصدرًا ممتازًا لجينات المقاومة لتكاثر فيرس التفاف أوراق البطاطس، ولم يمكن تلقيحهما مع البطاطس. ولحالات كهذه.. اقتُرِح نظام للتهجين مع البطاطس المزروعة، يتضمن استخدام أنواع قنطرية، مع تعديلات فى مستويات التضاعف الكروموسومى كما يلى:

١– يستخدم النوعان B_1، و B_2 اللذان يتميزان — إلى جانب كونهما نوعين قنطرين للتهجين المرغوب فيه — باحتوائهما على جينات مرغوب فيها يمكن أن تنعزل فى الهجين النوعى النهائى. ومن أمثلة الأنواع القنطرية التى يمكن أن تصلح — كآباء، أو كأمهات فى تهجينات مع أنواع معينة (S) يرغب فى تهجينها مع البطاطس — ما يلى:

الأنواع التى يُراد تهجينها	الأنواع القنطرية التى يمكن استخدامها	
مع البطاطس (S)	(B_1)	(B_2)
S. bulbocastanum	*S. acaule* (أم)	*S. phureja* (أب)
S. pinnatisectum	*S. verrucosum* (أب)	*S. stoloniferum* (أب)
S. brevidens	*S. pinnatisectum*	*S. verrucosum* (أم)
S. etuberosum	*S. jamesii* (أب)	*S. acaule* (أم)

٢– تجرى سلسلة من التهجينات والتعديلات فى مستويات تضاعف الهيئات الكروموسومية كما يلى (علمًا بأن T تشير إلى الهيئة الكروموسومية للبطاطس، وتشير S إلى

الهيئة الكروموسومية للنوع الذى يراد تهجينه مع البطاطس، وتشير B_1، و B_2 إلى الهيئتين الكروموسوميتين للنوعين القنطريين المستخدمين، وتشير ٢ س، و ٤ س، و٥ س، و٦ س إلى مستويات التضاعف الكروموسومى):

أ- يهجن SS (٢ س) كأم مع B1 B1 (٢ س) كأب، لإنتاج الهجين النوعى SB1 (٢س) الذى يكون عقيمًا.

ب- تُضاعف كروموسومات الهجين النوعى SB_1 (٢س)؛ ليصبح SSB_1B_1 (٤س) وخصبًا.

ج- يُهجن SSB_1B_1 (٤ س) كأم مع B_2B_2 (٢ س) كأب لإنتاج الهجين النوعى الثلاثى SB_1B_2 (٣س) الذي يكون عقيمًا.

د- تُضاعف كروموسومات الهجين النوعى الثلاثى SB_1B_2 (٣ س)؛ ليصبح SSB_1B_1 B_2B_2 (٦ س) وخصبًا.

هـ- يهجن SSB_1B_1 B_2B_2 (٦ س) كأم مع البطاطس TTTT (٤ س) كأب لإنتاج الهجين النوعى الرباعى SB_1B_2 TT (٥ س) الذى يكون خصبًا أنثويًّا.

وبمجرد إنتاج هذا الهجين الخماسى التضاعف.. فإنه لا توجد أية معوقات أمام فرص تحسينه بالتهجين الرجعى إلى الأصناف التجارية (عن Hermsen ١٩٨٩).

وكما أسلفنا.. توجد صعوبة كبيرة فى تهجين *S. tuberosum* مع عديد من الأنواع البرية التى تحمل كثيرًا من الصفات الهامة، كما هو الحال مع النوع المكسيكى البرى الثنائى التضاعف *S. bulbocastanum*، الذى يُعرف بمقاومته العالية للندوة المتأخرة. وقد وُجد أن *S. acaule* يمكن استعماله كنوع قنطرى بين *S. bulbocastanum* و *S. tuberosum*. كذلك تمت الاستعانة بنجاح بكل من *S. chacoense* كنوع قنطرى لأجل نقل جينات هامة من *S. brevidens* إلى Group Tuberosum. كذلك أمكن الحصول على هجن جسمية بين *S. brevidens*، و Group tuberosum (عن Tarn وآخرين ١٩٩٢).

اللجوء إلى مزارع الأجنة

أمكن بالاستعانة بتقنية زراعة الأجنة الحصول على هُجن رباعية التضاعف (٤س) بين *S. acaule* رباعى (٤س) tetraploid (لكنه disomic) مع البطاطس الرباعية التضاعف tetraploid (الـ tetrasomic). ولأجل الحصول على تلك الهجن ثم تلقيح عدة تراكيب وراثية من البطاطس بلقاح من *S. acaule*، وفى اليوم التالى أُجرى — لنفس الأزهار — تلقيح ثان بلقاح من السلالة IvP 35 من النوع المتوافق *S. phureja*، ثم فُصلت الأجنة بعد ١٢–٢٧ يومًا من التلقيح الأول، وزرعت فى بيئة صناعية؛ حيث حُصل على ثمانى نباتات، وتبين بالعدِّ الكروموسومى لجذورها أن ثلاثة منها كانت رباعية التضاعف tetraploid، وخمسة كانت ثنائية التضاعف. وقد أثبتت عدة اختبارات أن النباتات الثلاثة كانت هجنًا (Iwanaga وآخرون ١٩٩١).

التغلب على مشاكل العقم الذكرى وعدم التوافق

العقم الذكرى

تنتشر فى البطاطس وأنواعها النباتية ظاهرة العقم الذكرى، وهى التى يكون مردها — غالبًا — إلى تفاعلات بين عوامل سيتوبلازمية للعقم الذكرى من *S. tuberosum* Group Tuberosum الذى ينتقل من الأمهات أثناء التهجين، والجينات الكروموسومية — السائدة عادة — بالأنواع البدائية أو البرية. ولقد أمكن التعرف على جينات استعادة الخصوبة restorer genes للعقم الذكرى الوراثى السيتوبلازمى.

كذلك يُعرف عقم ذكرى وراثى مستقل عن العوامل السيتوبلازمية.

ولا يُعرف سوى القليل عن عقم أعضاء التأنيث، ولكن توجد تباينات وراثية كثيرة بين الأصناف فى هذا الشأن.

وتكون بعض الهجن النوعية عقيمة بسبب فشل حدوث اقتران كروموسومى فيها، على الرغم من عدم وجود اختلافات تركيبية بين كروموسومات جينومات أنواع البطاطس المكونة للدرنات إلى درجة تمنع اقتران الكروموسومات أثناء الانقسام الاختزالى. هذا.. إلاّ أن ظاهرة عدم الاقتران تلك تحدث بكثرة فى الهجن التى تكون بين الأنواع

المكونة للدرنات، وتلك التى لا تكون درنات، وهو الأمر الذى يمكن التغلب عليه بالتحكم فى أرقام توازن الإندوسبرم endosperm balance numbers (عن Tarn وآخرين ١٩٩٢).

إن العدد الكروموسومى الأساسى فى الجنس *Solanum*: هو س = ١٢، ويضم الجنس أنواع تشكل سلسلة مستويات تضاعفات كروموسومية من ٢ س (٢ ن = ٢٤) إلى ٦ س (٢ن = ٧٢).

وعمومًا فإن الأنواع ذات مستوى التضاعف الزوجى تكون خصبة جنسيًّا، بينما تكون الأنواع ذات مستوى التضاعف الفردى عقيمة الذكر. ويحدث الانقسام الاختزالى الطبيعى فى كل من الأنواع الثنائية والرباعية والسداسية التضاعف.

ويكون التزاوج بين كثير من الأنواع ثنائية التضاعف جيدًا؛ بما يفيد وجود بعض التشابه الجينومى الأساسى بينها. كذلك فإن هجن الجيل لأول بينها تكون خصبة وقوية النمو (عن Douches & Jastrzebski ١٩٩٣).

عدم التوافق

اكتُشِفَ نظام عدم توافق جاميطى gametophytic يتحكم فيه زوجان من العوامل الوراثية فى عدد من الأنواع المكسيكية، وفى المجموعتين الثنائيتى المجموعة الكروموسومية البريتين Phureja، و Stenotomum. وعلى الرغم من أن معظم الأنواع الثنائية التضاعف غير متوافقة ذاتيًّا، فإن بعض الأنواع المكسيكية الثنائية غير متوافقة ذاتيًّا.

هذا.. ومعظم أنواع الجنس *Solanum* المكونة للدرنات تُعد متوافقة ذاتيًّا، إلاّ أنه يعرف فى بعضها حالات من عدم التوافق فى اتجاه واحد unilateral وأخرى فى الاتجاهين bilateral (عن Tarn وآخرين ١٩٩٢).

مفهوم رقم توازن الإندوسبرم والاستفادة منه فى إنتاج الهجن النوعية

اقتُرِح مفهوم عدد توازن الإندوسبرم endosperm balance number (اختصارًا: EBN) سنة ١٩٨٠ وساعد كثيرًا فى التغلب على لغز التهجينات النوعية؛ فهو يُعطى

فهمًا للتلقيحات التى يمكن فيها التغلب على عوائق التهجين. ولقد أفاد هذا المفهوم — كذلك — فى إلغاء الحاجة إلى إجراء الهجن الجسمية.

لكى يتكون الإندوسبرم بصورة طبيعية بعد الإخصاب.. فإن رقم توازن الإندوسبرم الأمىّ يجب أن يكون ضعف رقم توازن الإندوسبرم الأبوى (أى تكون النسبة بينهما ٢ : ١). هذا.. ويُعد رقم توازن الإندوسبرم مستقلاً عن مستوى التضاعف، علمًا بأن البطاطس فيها رقم توازن الإندوسبرم ٤، بينما معظم الأنواع البرية فيها رقم توازن الإندوسبرم ٢. ويفيد التكوين الطبيعى للجاميطات غير المختزلة فى إمكان تلقيح الأنواع ذات رقم توازن الإندوسبرم الأقل مع الأنواع ذات رقم توازن الإندوسبرم الأعلى (عن Hermanová وآخرين ٢٠٠٧).

ولمفهوم الـ EBN أهميته فى التهجينات النوعية:

١– فيتعين أن يكون الـ EBN فى إندوسبرم الهجن النوعية بنسبة ٢ : ١ أمى إلى أبوى لكى ينمو الإندوسبرم — فى الجنين الهجين — بصورة طبيعية.

٢– ويُعتقد أن الـ EBN يشكل آلية فعَّالة لعزل الأنواع ومنع التهجينات النوعية بينها؛ مما يسمح بالحفاظ على جينوم الأنواع دونما تغيير، ويلعب دورًا فى تطور متضاعفات العدد الكروموسومى polyploids من ثنائية العدد diploids (Carputo وآخرون ١٩٩٩).

إن النباتات الأحادية haploids (وهى ٢ ن = ٢ س = ٢٤) من الأصناف وسلالات التربية المتقدمة من البطاطس (٢ ن = ٤ س = ٤٨) يسهل الحصول عليها من خلال التهجينات بين الأنواع المختلفة فى مستوى التضاعف ($4x \times 2x$)، حيث تنشأ النباتات الأحادية من بويضات غير مخصبة. وتسلك النباتات الأحادية الناتجة كنباتات ثنائية طبيعية فى مراحل الانقسام الاختزالى. تتميز هذه النباتات الأحادية بسهولة إجراء الدراسات الوراثية عليها، وأن بالإمكان تهجينها مع معظم أنواع الجنس *Solanum* المكونة للدرنات وتحتوى على ٢٤ كروموسومًا.

ويشيع فى البطاطس التباينات الوراثية فى عملية الانقسام الاختزالى التى ينشأ عنها جاميطات ٢ ن (وهى الـ gametophytes أو الجاميطات التى تحتوى على العدد الكروموسومى الجسمى). تؤدى تلك العملية فى الـ microsporogensis إلى إنتاج حبوب لقاح ٢ ن، وفى الـ megasporogensis إلى إنتاج بويضات ٢ ن. وعليه.. فإن النسل الـ ٤ س يمكن الحصول عليه من أى من التهجينات التالية:

4x × 2x (2n pollen)

2x (2n eggs) × 4x

2x (2n eggs) × 2x (2n pollen)

هذا.. وتتواجد حبوب اللقاح والبويضات الـ 2n فى بعض النباتات من — تقريبًا — كل أنواع الجنس *Solanum* المكونة للدرنات.

ونادرًا ما يُحصل على نباتات ثلاثية التضاعف من أى من التهجين: 4x × 2x، أو 4x × 2x، أو 2x × 2x، حيث الأب الـ 4x من أى من Tuberosum أو Andigena والأب الـ 2x هو أى نوع مكون للدرنات أو هجين نوعى أحادى. ولذلك التعميم استثناءات فى قليل من الأنواع البرية الـ 4x. وأساس ذلك الحاجز الـ triploid هو فى الإندوسبرم؛ فلا يُحصل على نباتات ثلاثية لأن الإندوسبرم المرافق لتكوينها لا يتميز طبيعيًّا وتفشل البذور عادة فى استكمال تكوينها. وتُقدِّم فرضية رقم توازن الإندوسبرم تفسيرًا لحالة الـ triploid block تلك (عن Pelquin & Ortiz ١٩٩٢).

لقد أمكن إجراء التهجينات بسهولة بين معظم أنواع الجنس *Solanum* الثنائية التضاعف المكونة للدرنات، التى تتواجد فى أمريكا الجنوبية. هذا.. إلا إنه قد وُجد بعض الصعوبة فى تهجينات معينة مع معظم الأنواع المكسيكية. وفى عديد من الهجن النوعية المتوافقة، وجد أن الإندوسبرم الهجين يتدهور سريعًا. وقد اقتُرِح مبدأ — أو فرضية — عدد توازن الإندوسبرم endosperm balance unmber لتفسير نجاح أو فشل كلاً من التهجينات النوعية والتهجينات بين آباء تختلف فى مستوى التضاعف

الكروموسومى. وتبعًا لذلك المقترح فإن التلقيحات الناجحة تعتمد على التكوين الطبيعى للإندوسبرم، الذى يعتمد — بدوره — على أن تكون النسبة بين الكروموسومات الأمية إلى الكروموسومات الأبوية فى الهجين ٢ : ١. وفى ظل فرضية عدد توازن الإندوسبرم فإن لكل نوع نباتى مستوى تضاعف فعَّال effective polidy خاص به يتعلق بوظيفة الإندوسبرم. ويجب أن يكون عدد توازن الإندوسبرم (وليس من الضرورى مستوى التضاعف) بنسبة ٢ أُمىّ : ١ أبوى لكى يتكون الإندوسبرم بصورة طبيعية. يُعطَى كل نوع رقم توازن إندوسبرم بتلقيحه مع نوع يستعمل كنوع قياسى، حيث قد يختلف عدد توازن الإندوسبرم بين أنواع من نفس مستوى التضاعف، بينما قد يتساوى عدد توازن الإندوسبرم بين أنواع تختلف فى مستوى التضاعف (جدول ٣-١).

جدول (٣-١): عدد توازن الإندوسبرم الخاص ببعض أنواع الجنس *Solanum* المكونة للدرنات (عن Tarn وآخرين ١٩٩٢).

عدد توازن الإندوسبرم	عدد الأنواع		
	الثنائية (٢ ن = ٢ س =٢٤)	الرباعية (٢ ن = ٤ س = ٤٨)	السداسية (٢ ن = ٦ س = ٧٢)
١	١٢		
٢	٤٢	١٠	
٤		٥	٧
غير معلوم	٣٠	١	١

إن نجاح تكوين الأجنة والبذور يتطلب — كما أسلفنا — أن يحدث تكوين طبيعى للإندوسبرمم. ويتكون الإندوسبرم (وهو ٣ ن) نتيجة تخصيب النوايا القطبية polar nuclei أو النواة المركزية central nucleus (٢ ن) بالنواة الذكرية male nucleus (١ ن). ويتكون الجنين الثنائى (٢ ن) نتيجة لتخصيب البيضة (١ ن) بالنواة الذكرية الثانية (١ ن). وتُنص النظرية الافتراضية لرقم توازن الإندوسبرم endosperm balance number على أن التكوين الطبيعى للإندوسبرم يحدث حينما تكون نسبة إسهام رقم

توازن الإندوسبرم الأمىّ إلى إسهام رقم توازن الإندوسبرم الأبوى إلى نسلهما ٢ : ١ وأى انحراف عن تلك النسبة (٢ EBN أمىّ : ١ EBN أبوى) لا يترتب عليه عقد بذور.

وتحدد القواعد التالية ما سيكون عليه اسهام الـ EBN من الأبوين لنسلهما :

١- تحتوى الجاميطات على نصف الـ EBN الأبوى.

٢- لأن الأم تُسهم بنواتين قطبيتين للإندوسبرم، فإن إسهام الـ EBN الأمىّ يكون ٢.

٣- يكون إسهام الـ EBN الأبوى ١.

٤- بالنسبة للجاميطات غير المختزلة (٢ ن) يكون إسهام كلا الأبوين مضاعفًا.

نجد فى التلقيحات 2x (2EBN) 2x (2 EBN) بين تراكيب وراثية تُنتج جاميطة مختزلة (١ ن فقط) أن الإسهام الأُمىّ يكون اثنان EBN، بينما يكون الإسهام الأبوى واحد EBN؛ وبذا.. يكون هذا التهجين ناجحًا وتعقد فيه البذور تبًعا لفرضية الـ EBN لأن اسهامات الـ EBN تكون ٢ أُمىّ: ١ أبوى. ويُحدَّد الـ EBN المجهول لتركيب وراثى ما على أساس تلقيحاته مع تراكيب وراثية قياسية يُعرف فيها الـ EBN.

وهذه النسبة لها أهميتها فى تربية البطاطس، حيث تكون التلقيحات بين آباء تختلف فى مستوى التضاعف الكروموسومى ممكنة؛ نظرًا لأنه من الشائع تكوين جاميطات غير مختزلة من كلا الأبوين. فمثلاً .. نجد فى التلقيحتين (2EBN) 2x × (4 EBN) 4x، و (4EBN) 4x ×(2EBN)2x لا يتكون نسل ثلاثى التضاعف بسبب عدم توافق التلقيح مع فرضية رقم توازن الإندوسبرم، ولكن إذا ما أنتجت الأم فى التهجين (4EBN) 4x (2EBN) 2x × جاميطات مختزلة (٢ ن = ٢ س = ٢٤)، وأنتج الأب جاميطات غير مختزلة (٢ ن = ٢ س = ٢٤)، فإن النسبة EBN٢ أُمىّ: EBN١ أبوى تتحقق، وتتكون بذور ٤ س حية. ولهذا الأمر أهميته الكبرى نظرًا لأن معظم أصناف البطاطس التجارية (4EBN) 4x بينما معظم الأنواع البرية (2 EBN) 2x (عن Poelham & Sleper ١٩٩٥).

وبذا.. فإنه بالتحكم فى مستوى التضاعف للوصول إلى رقم توازن الإندوسبرم المناسب يمكن تهجين أى نوع من الجنس *Solanum* مع البطاطس.

ويُستفاد من حقيقة أن الجاميطات غير المختزلة (٢ ن) شائعة فى أنواع الجنس *Solanum*، ويمكن الحصول على نباتات أحادية أمية (أى dihaploids) من *S. tuberosum* الرباعية بعد تلقيحها بحبوب لقاح من *S. phureja*؛ بما يسمح بالتربية عند المستوى الثنائى التضاعف قبل العودة إلى المستوى الرباعى لأجل إنتاج الأصناف التجارية (Bradshaw & Ramsey ٢٠٠٥).

أنواع هُجِّنت جنسيًّا فى برامج تربية البطاطس

من بين الأنواع البرية التى استخدمت بالفعل فى التربية وهجنت مع البطاطس المزروعة ما يلى:

١- النوع *S. demissum*: استخدم كمصدر لمقاومة الندوة المتأخرة وفيرس التفاف أوراق البطاطس منذ نهاية القرن التاسع عشر، ودخل فى التركيب الوراثى لعديد من الأصناف التجارية الشائعة.

٢- السلالات البرية من *S. tuberosum* ssp. *tuberosum* التى تنمو فى شيلى: نقلت منها جينات المقاومة للفطر *Synuchytrium endobioticum* ولفيرس Y البطاطس.

٣- الصنف النباتى *S. tuberosum* ssp. *andigena*: استخدم كمصدر لمقاومة النيماتودا المتحوصلة *Globodera rostochiensis*، وفيروسات: X، و Y، وZ .

٤- النوع *S. phureja*: استخدم كمصدر لمقاومة البكتيريا *Ralstonia solanacearum*.

٥- النوع *S. vernei*: حُصِلَ منه على صفات المقاومة لبعض سلالات النيماتودا المتحوصلة *G. pallida* ، والمحتوى المرتفع من النشا.

٦- النوع *S. stoloniferum*: استخدم كمصدر للمقاومة الأفقية (مقاومة الحقل Field resistance) لمرض الندوة المتأخرة، ولفيروسى A، و Y.

٧–السلالة EBS 510: من النوع *S. spegazzinii*: استخدمت كمصدر لمقاومة الفطر المسبب للجرب scab، والفطر *Fusarium coeruleum* (وقد ظهرت الصفتان فى الأجيال الانعزالية)، وعديد من سلالات النيماتودا *G. rostochiensis*.

٨–النوع *S. acaule*: استخدم كمصدر لمقاومة فيرس X، كما ظهرت صفة المقاومة لفيرس التفاف أوراق البطاطس فى الأجيال الانعزالية.

ويقرر Hermsen (١٩٨٩) أن ٧٧٪ من أصناف البطاطس التى أُنتجت حتى عام ١٩٨٩ احتوت على جينات من أنواع برية، إلا أن عدد الأنواع التى استخدمت فى هذا المجال لم يتعد ١٢ نوعًا من جملة الأنواع البرية المعروفة، التى وصل عددها إلى ١٧٥ نوعًا.

كما أن الغالبية العظمى من الأصناف التجارية — التى حصلت على جينات من أنواع برية — تلقت تلك الجينات من نوعين فقط؛ هما: *S. demissum*، و *S. tuberosum* ssp. *andigena*؛ حيث استخدم النوع الأول كمصدر لمقاومة مرض الندوة المتأخرة، والنوع الثانى كمصدر لمقاومة النيماتودا المتحوصلة *Globodera rostochiensis*.

وفيما يلى بيان بأهم الأنواع البرية التى نُقلت منها جينات إلى أصناف تجارية من البطاطس، وعدد تلك الأصناف، علمًا بأنها تتضمن — فقط — جميع الأصناف الأوروبية، باستثناء الأصناف المنتجة فى الاتحاد السوفيتى (سابقًا):

النوع البرى	عدد الأصناف	النوع البرى	عدد الأصناف
S. demissum	٣٣٥	*S. spegazzinii*	١١
S. tuberosum	٢٩٨	*S. chacoense*	١٠
ssp. *andigema*		*S. microdontum*	٢
S. vernei	٤١	*S. verrucosum*	٢
S. stoloniferum	٤١	*S. sparsipilum*	١
S. acaule	٣٩	*S. commersonii*	١
S. phureja	٢٧		

ويقرر Ross (١٩٨٠) أنه أمكن — بالفعل — نقل أية صفة مرغوب فيها جرت محاولة نقلها من الأنواع البرية إلى البطاطس، وأنه لم تظهر أية صعوبة فى التخلص من

الصفات غير المرغوبة بعد عدة أجيال من التلقيحات الرجعية، بما فى ذلك صفة المحتوى المرتفع من الجلوكوسيدات التى يرتفع تركيزها فى الأنواع البرية، والتى أمكن — دائمًا — خفض تركيزها إلى المستوى العادى بعد عدد من التلقيحات الرجعية. لكن يبقى — بالرغم من ذلك — مجال واسع جدًّا للاستفادة من الهجن النوعية فى تربية وتحسين البطاطس؛ نظرًا لوجود نحو ٦٠ نوعًا بريًّا من الجنس *Solanum* تتهجن بسهولة مع البطاطس، ويمكن استخدامها كمصدر لعديد من الصفات.

الهجن النوعية الجسمية

لا يعول — كثيرًا — عند إنتاج الهجن النوعية فى الجنس *Solanum* على الهجن الجسمية somatic hybrids؛ بسبب قصور هذه الطريقة فى بعض الأمور، كما يلى:

١- تؤدى إلى إنتاج تركيب وراثى واحد جديد دون ظهور أية انعزالات.

٢- يحتوى الهجين الجسمى الناتج على الهيئة الكروموسومية الكاملة للنوعين المهجنين.

٣- لا يكون الهجين الجسمى مزهرًا فى أغلب الحالات؛ وإذا أزهر.. فإن أزهاره تكون عقيمة — غالبًا — بسبب عدم التوازن الجينى.

٤- تكون التهجينات الرجعية — غالبًا — أصعب من الهجن الأصلية (Sneep & Hendriksen ١٩٧٩).

ولقد اقتُرح تربية البطاطس لجعلها ثنائية التضاعف، ثم تهجينها جسميًّا لاستعادة حالتها الرباعية التضاعف كبديل لإنتاج أصناف محسنة من المحصول. ولقد استُخدمت هذه الطريقة بالفعل فى إنتاج عدد كبير من الهجن الجسمية داخل *S. tuberosum*. وفى اتجاه مشابه.. ثم دمج سلالات بطاطس خضرية أحادية مضاعفة dihaploid مع سلالات خضرية ثنائية التضاعف من *S. phureja*، أو *S. tuberosum* × *S. phureja*. ويمكن عند اتباع هذه الطريقة فى التربية التنبؤ بكثير من الصفات التى يمكن أن تظهر فى الهجن من صفات الآباء الأحادية المضاعفة التى تستخدم فى إنتاجها. ولقد أمكن

نقل الجينات السائدة للمقاومة للأمراض أو الآفات — مثل الجين Ro1 المسئول عن المقاومة للنيماتودا *Globodera rostochiensis* من أحد الأبوين (وهو أحادى مضاعف) إلى الهجين. كذلك أمكن التعبير عن الجينات الرئيسية المسئولة عن المقاومة لكل من فيروسى إكس البطاطس، وواى البطاطس فى هجن جسمية. وتُظهِر عديد من الهجن الجسمية محصولاً عاليًّا — أو حتى أعلى — عن محصول الأصناف القياسية (عن Waara & Glimelius ١٩٩٥).

وأمكن إنتاج هجن جسمية بين البطاطس وعديد من الأنواع الأخرى التى تكون عقيمة تمامًا أو عقيمة جزئيًّا فى تلقيحاتها الجنسية مع البطاطس، ومنها:

S. brevidens
S. bulbocastanum
S. chacoense
S. circaeifolium
S. commersonii
S. nigrum
S. pinnatisectum
S. torvum

كذلك أُنتجت هجن جسمية بين البطاطس والنوع المتوافق معه جنسيًّا *S. berthaultii*.

ويُعد النوع الثنائى التضاعف غير المكون للدرنات *S. brevidens* أكثر الأنواع البرية من الجنس *Solanum* استخدامًا فى الهجن الجسمية مع البطاطس. يحمل هذا النوع مقاومة لعديد من الفيروسات، ومنها فيرس التفاف أوراق البطاطس، وفيرس إكس البطاطس، وفيرس واى البطاطس، وهى الصفات التى أمكن نقلها بالفعل من هذا النوع إلى البطاطس، علمًا بأن بعض الهجن الجسمية لسلالات هذا النوع مع أصناف البطاطس المختلفة كانت خصبة، وأمكن تهجينها رجعيًّا إلى البطاطس. ونُقلت من هذا النوع — كذلك — صفة المقاومة لعفن إرونيا الطرى *Erwinia* soft rot (أو العفن الطرى البكتيرى) إلى البطاطس.

كذلك أمكن نقل صفات تحمل الشدِّ البيئى — مثل شدِّ البرودة — من الأنواع المتحملة للبرودة مثل *S. brevidens*، و *S. commersonii* إلى البطاطس من خلال الهجن الجسمية التى كانت وسطًا فى تحملها للبرودة بين الأبوين.

وبالإضافة إلى ما تقدم بيانه أمكن إنتاج هجن خصبة تحمل مقاومة لكل من الفطر *Phytophthora infestans* والنيماتودا *Globodera pallida*، بدمج بروتوبلاست البطاطس مع بروتوبلاست النوع البرى *S. ciraceifolium*.

كذلك أُنتجت هجن جسمية بين البطاطس وكل من الطماطم والنوع القريب منها *S. plimpinellifolium*، إلا أن تلك الهجن كانت عقيمة (عن Waara & Glimelius ١٩٩٥).

ويسمح دمج البروتوبلاست بإنتاج هجن بين أنواع نباتية ذات رقم توازن إندوسبرم 1 والبطاطس الرباعية ذات رقم توازن الإندوسبرم 4 ، ومن أمثلة ذلك حالات دمج بروتوبلاست البطاطس مع بروتوبلاست كلٍ من *S. brevidens* الذى يحمل مقاومة لكلٍ من العفن الطرى البكتيرى والندوة المبكرة، *S. bulbocastanum* الذى يحمل جينًا رئيسيًّا لمقاومة واسعة المدى للندوة المتأخرة (Bradshaw & Ramsey ٢٠٠٥).

وأمكن إجراء تهجين جسمى بين بطاطس dihaploid والنوع البرى *S. pinnatisectum* (Ward وآخرون ١٩٩٤).

وكانت معظم الهجن الجسمية التى حُصل عليها بين *S. commersonii* والبطاطس أكثر شبهًا بالبطاطس عن النوع البرى؛ بما يُفيد وجود فرص جيدة لنقل الصفات المرغوب فيها من هذا النوع البرى إلى البطاطس (Cardi ١٩٩٨).

ولقد أمكن إنتاج ١٠ هجن جسمية بين بطاطس أحادية مضاعفة من الصنف C-13 والنوع البرى الثنائى التضاعف *S. pinnatisectum*. ولقد كانت معظم الهجن المتحصل عليها أعلى جوهريًّا فى صفتى المحصول الكلى والمحصول الصالح للتسويق عن الصنف C-13، كما كانت أعلى فى كلٍ من نسبة محتواها من المادة الجافة، والمقاومة للندوة المتأخرة، والقدرة التخزينية (Luthra وآخرون ٢٠١٦).

ويمكن الاستفادة من التهجينات الجسمية بين البطاطس والطماطم البرية (لإنتاج ما يُعرف بالـ pomato)؛ حيث يمكن نقل صفات جديدة للبطاطس، والتى منها صفات المقاومة لبعض الأمراض. وللبروتوكول الخاص بذلك التهجين.. يراجع Okamura (١٩٩٤).

ويبين جدول (٣-٢): بعض حالات الهجن الجسمية التى أنتجت لأغراض مختلفة.

جدول (٣-٢): أمثلة لبعض حالات الهجن الجسمية التى أمكن إنتاجها فى الجنس *Solanum* ولدواعى إنتاجها (Veilleux ٢٠٠٥).

الأب الأول	الأب الثانى	الهدف من دمج البروتوبلازم
2x *S. tuberosum*	2x *S. tuberosum*	Genetic complementation
1x *S. phureja*	1x *S. phureja*	Genetic complementation
2x *S. tuberosum*	2x S. tuberosum	Genetic complementation
2x *S. tuberosum*	2x *S. stenotomum*	المقاومة للذبول البكتيرى
2x *S. tuberosum*	2x *S. phureja*	المقاومة للذبول البكتيرى
2x *S. tuberosum*	2x *S. commersonii*	المقاومة لذبول فيريسيليم وتحمل الصقيع
2x *S. tuberosum*	2x *S. megistacrolobum* 2x *S. sanctecrosae* 2x *S. sparspilum*	
2x *S. tuberosum*	2x *S. circaeifolium*	المقاومة للندوة المتأخرة
2x *S. tuberosum*	4x *S. acaule*	المقاومة للأمراض وتحمل الشدِّ البيئى
2x *S. tuberosum*	3x interspecific somatohaploid (4x *S. tuberosum* and 2x *S. brevidens*)	المقاومة لفيرس التفاف أوراق البطاطس والعفن الطرى البكتيرى
2x *S. tuberosum*	*S. nigrum, S. bulbocastanum*	المقاومة للندوة المتأخرة
4x *S. tuberosum*	2x *S. brcvidens*	المقاومة للفيرس
4x *S. tuberosum* + *Lycopersicom esculentum fusion*	2x *Lycopersicon pennellii*	دراسات التحليل الفسيولوجى

مصادر إضافية

لمزيد من المعلومات حول مواضيع الفصل الثالث .. يُراجع ما يلى:

Peloquim & Qrtiz (١٩٩٢)): بخصوص التهجينات النوعية.

Hermsen (١٩٩٤): بخصوص نقل الجينات من الأنواع البرية إلى البطاطس: الطرق التقليدية والتقنيات الحديثة والتحديات.

Millam وآخرين (١٩٩٥): بخصوص دمج البروتوبلاست فى تربية البطاطس.

Galun (١٩٩٤): بخصوص دمج البروتوبلاست.

Van Everdink وآخرين (١٩٩٤): بخصوص التهجن الجسمى بين البطاطس والنوع *Nicotiana plumbaginifolia*.

Butenko & Kuchko (١٩٩٤): بخصوص التهجين الجسمى بين البطاطس والنوع *S. chacoense*.

Cardi (٢٠٠١): بخصوص التهجين الجسمى بين البطاطس والنوع *S. commersonii*.

Millam & Davie (٢٠٠١): بخصوص التهجين الجسمى بين البطاطس والنوع *S. phureja*.

الفصل الرابع

التداول لأغراض التربية

الإزهار وعقد الثمار

تزهر معظم أصناف البطاطس التجارية، وبعض سلالات تحت النوع *S. tuberosum* ssp. *andigena* بوفرة، إلا أن بعض الأصناف مثل بنجى Bintje، وكنج إدوارد King Edward نادرًا ما تزهر؛ حيث تنتج براعم زهرية لا تلبث أن تسقط قبل تفتحها (Howard ١٩٧٨).

وتتطلب البطاطس نهارًا طويلاً (حوالى ١٦ ساعة) ورطوبة أرضية مناسبة، وحرارة منخفضة باعتدال لكى تُزهر.

وبينما تُزهر بعض الأصناف القديمة — وخاصة Russet Burbank — بندرة، وغالبًا ما تكون عقيمة الذكر، فإن الأصناف الأحدث غالبًا ما تُزهر بغزارة والكثير منها خصبة الذكر. وحاليًّا لا يُشكل الإزهار وعقد البذور أى مشكلة للمربى.

هذا.. ولا يؤثر الإزهار وعقد البذور على محصول الدرنات (عن Poelham & Sleper ١٩٩٥).

النورة والزهرة

تحمل البطاطس أزهارها فى عناقيد فى القمم النامية للسيقان. يتفرع حامل النورة — عادة — إلى فرعين، يحمل كل منهما عنقودًا من الأزهار، وتعتبر النورة محدودة كاذبة المحور cymose.

يبلغ قطر زهرة البطاطس ٣-٤ سم.

كأس الزهرة أنبوبى مفصص سفلى، ويتكون من خمس سبلات ملتحمة على شكل فصوص رمحية، يتكون التويج من خمس بتلات ملتحمة وأنبوبية، يختلف لونها من

أبيض ناصع البياض إلى قرمزى داكن أو بنفسجى، وقد تكون الزهرة الواحدة متعددة الألوان. توجد بكل زهرة خمس أسدية فى محيط واحد. وتكون متبادلة مع البتلات وتلتصق بها، والأسدية فوق بتلية، وخيوطها قصيرة. والمتوك قائمة متقاربة تشكل عمودًا أو مخروطًا يحيط بالقلم، ولونها أصفر باهت أو برتقالى، وقد يكون لونها — أحيانًا — ضاربًا إلى الذهبى، أو الأحمر، أو الأسود، وفى حالة العقم الذكرى تكون بلون أصفر فاتح أو أخضر ضارب إلى الصفرة. والمتاع علوى، ويتكون من مبيض ذى مسكنين، وقلم واحد، وميسم واحد.

ومعظم الأصناف القديمة من البطاطس عقيمة. أما الأصناف الحديثة.. فمعظمها خصب،ويعقد بعضها ثمارًا بكثرة. وفى بعض السلالات تسقط البراعم ولا تظهر الأزهار على الإطلاق.

التلقيح الطبيعى

تتفتح الأزهار فى الصباح الباكر بعد الشروق بقليل، وقد يستمر إزهار بعضها طول النهار. وتنتثر — حبوب اللقاح من ثقوب توجد فى قمة المتوك فى اليوم التالى لتفتح الزهرة؛ حيث يستقبلها ميسم الزهرة. ويكون إنتاج حبوب اللقاح فى بعض الأصناف التجارية ضعيفًا للغاية، وبعض الأصناف لا تنتج أى حبوب لقاح تقريبًا.

التلقيح الذاتى هو السائد، أما التلقيح الخلطى.. فهو نادر الحدوث. وبرغم أن الهواء قد يحمل حبوب اللقاح، إلا أن دوره فى التلقيح ثانوى للغاية. ويتفق الكثيرون على أن معظم البذور تنتج من التلقيح الذاتى، إلا أن White (١٩٨٣) وجد أن إنتاج البذور ينخفض — كثيرًا — عندما تعزل النباتات عن الحشرات.

وعمومًا.. فحشرة نحل العسل لا تزور أزهار البطاطس، بينما يزورها النحل البرى من أنواع الجنس *Bombus*. وتكون الزيارة بغرض جمع حبوب اللقاح؛ لأن أزهار البطاطس خالية من الرحيق. وتساعد الزيارة على حدوث التلقيح الذاتى فى الزهرة؛ نتيجة لما تحدثه الحشرة من اهتزازات أثناء جمعها لحبوب اللقاح. فعندما تمسك

الحشرة بالمتوك بين أرجلها وتهز أجنحتها بسرعة.. فإن حبوب اللقاح تنتقل من متوك الزهرة إلى جسم الحشرة؛ حيث تتجمع فى سلال خاصة لحبوب اللقاح فى أرجل الحشرة، وتعلق أثناء ذلك كمية من حبوب اللقاح على أرجل الحشرة، تكفى لإتمام عملية التلقيح. وحتى إذا تم التلقيح بمساعدة النحل البرى بهذه الطريقة.. فإنه يكون ذاتيًّا؛ لأن حبوب اللقاح تنتقل من المتوك إلى ميسم الزهرة نفسها، أو مياسم الأزهار الأخرى على نفس النبات، أو على النباتات الأخرى فى الحقل، والتى تكون جميعها من سلالة خضرية واحدة ومتماثلة تمامًا فى تركيبها الوراثى. ولا يحدث التلقيح الخلطى إلا إذا كانت أرجل النحل البرى ملوثة بحبوب لقاح من أصناف أخرى قبل وصوله إلى الحقل.

وتنبت حبوب اللقاح فى خلال ٣٠ دقيقة من وصولها للميسم، ويخصب المبيض فى خلال ١٢ ساعة.

الثمار والبذور

ثمرة البطاطس عنبة كروية، ويبلغ قطرها من ١٢–٢٥ مم، لونها أخضر عادة، إلا أنها قد تكون قرمزية أو سوداء عند النضج. وتتكون الثمرة من مسكنين، وتحتوى على بذور كثيرة توجد معلقة فى المشيمة. ويتراوح عدد البذور فى الثمرة الواحدة من صفر إلى ٣٠٠ بذرة حسب الصنف، والبذور صغيرة للغاية، ولا يتعدى وزن البذرة الواحدة ٠٫٦ ملليجرامًا.

والبذور مسطحة بيضاوية، أو كلوية الشكل، لونها أصفر إلى بنى مصفر.

التلقيحات اليدوية

وسائل تحفيز نباتات البطاطس للإزهار

يمكن تحفيز نباتات البطاطس للإزهار باتباع إحدى الوسائل التالية:

١– تطعيم البطاطس على الطماطم؛ وبذا.. لا تتكون درنات، ويتوفر الغذاء المجهز للأزهار.

٢- توفير المواد الغذائية المجهزة للإزهار بزراعة درنات البطاطس على قوالب من الطوب (الطابوق)، توضع على سطح التربة متباعدة قليلاً عن بعضها البعض. تغطى الدرنات المزروعة بالرمل، وتوالى بالرى، إلى أن تنمو جذور النبات، وتمتد بين قوالب الطوب إلى التربة، أما السيقان الأرضية.. فإن نموها يكون سطحيًّا فى طبقة الرمل أعلى قوالب الطوب. وبغسيل طبقة الرمل.. تظهر السيقان الأرضية التى يمكن – حينئذٍ – قطع أطرافها لكى لا تتكون الدرنات؛ وبذا.. يتوفر الغذاء المجهز للإزهار (Sneep & Hendriksen ١٩٧٩).

٣- زيادة طول الفترة الضوئية.

٤- رش الأزهار بالأوكسينات بعد تفتحها بنحو ٢-٣ أيام؛ لتقليل تساقط الأزهار. أما الرش قبل ذلك.. فإنه يؤدى إلى تكوين ثمار بكرية.

هذا .. ويفيد ترك ساق واحدة أو ساقين قويتين/نبات مع تقليم باقى النموات فى تحسين الإزهار وعقد الثمار، كما تُفيد إزالة الأوراق المسنة فى تحفيز استطالة الساق وتكوين نورات زهرية جديدة. ويمكن للنباتات المخدومة جيدًا أن تستمر فى الإزهار فى البيوت المحمية لمدة لا تقل عن ثلاثة أشهر، بما يتيح للمربى وقتًا كافيًا لإجراء التلقيحات التى يرغب فى إجرائها.

يرتبط إزهار وإثمار البطاطس بتوازن الغذاء المجهز فى النبات ومدى توفره للأزهار والثمار. وبدون توفر الغذاء الضرورى فإن البراعم الزهرية تفشل فى إكمال نموها، وقد تسقط الأزهار المكتملة التكوين، كما قد تسقط الثمار حديثة العقد.

إن معظم أصناف البطاطس ثنائية التضاعف المزروعة والأنواع البرية تُزهر بوفرة، إلاّ إن كثيرًا من الأصناف الرباعية التضاعف المزروعة – التى يكثر فيها نشاط التربية – لا تُنتج سوى القليل من الأزهار.. وكما أسلفنا.. وبعض الأصناف الهامة – مثل بنجى Bintge، وكنج إدوارد King Edward – لا تُنتج أزهارًا عادة؛ مما يجعل من الصعب الاستفادة منها فى برامج التربية.

ولقد اتُبعت عدة طرق لتحفيز الإزهار فى الأصناف الصعبة الإزهار، منها — كما أسلفنا – تطعيم البطاطس على أصل من الطماطم، وطريقة الزراعة على قوالب من الطوب فوق سطح التربة، وتغطيتها بالرمل. والهدف فى الطريقتين هو منع تكوين الدرنات لأجل توفير الغذاء المجهز للأزهار والثمار. ففى طريقة التطعيم على الطماطم لا تتكون الدرنات، وفى طريقة الزراعة على قوالب الطوب تنمو الجذور من بين قوالب الطوب وتتعمق فى التربة؛ وحينئذٍ يُغسل التراب لكشف السيقان الجارية المتكونة، وهى التى تقطع لمنع تكوين الدرنات.

ويفيد كذلك إزالة البراعم الإبطية تحت النورة حتى لا تنافس الأزهار والثمار على الغذاء.

وإذا تكونت درنات هوائية، فإنه يتعين التخلص منها كذلك.

ومن المعاملات الأخرى التى كانت مجدية فى حث الإزهار تعريضها لفترة ضوئية طويلة، والزراعة المتأخرة، والمعاملة بحامض الجبريلك. وقد يكون الجمع بين الزراعة على قوالب الطوب والنهار الطويل والمعاملة بحامض الجبريلك ضروريًّا لإزهار بعض السلالات الخضرية. ويجدر الانتباه إلى أن الحرارة المناسبة للإزهار تتراوح بين ١٦، و١٨ْم (Opena ١٩٩٠).

هذا.. ولم تكن الفترة الضوئية الطويلة ناجحة فى حث الإزهار فى ١٦ صنفًا وسلالة لا تزهر بطبيعتها، إلاّ إن المعاملة بثيوسلفات الفضة silver thiosulfate مع الفترة الضوئية الطويلة حثتها للإزهار بكفاءة، وكان بعضها خصب الذكر، وكونت التراكيب الوراثية المزهرة ثمارًا بذرية وأنبتت بذورها بصورة طبيعية. أما المعاملة بحامض الجبريلليك فلم تكن فعالة فى حث الإزهار سوى فى سلالات قليلة. وعندما عوملت ١٤ سلالة وصنفًا تزهر بصورة طبيعية، فإن معاملة ثيوسلفات الفضة عززت الإزهار فيها إلى حده الأقصى ولأطول فترة (Kumar وآخرون ٢٠٠٦).

إجراءات التلقيحات اليدوية ووسائل التغلب على مشاكلها

تُنتخب البراعم الزهرية المكتملة التكوين لأجل خصيها قبل إجراء التلقيح مباشرة، ويُعد الخصى قبل التلقيح مباشرة أمرًا هامًّا — خاصة — إذا أُجريت التلقيحات فى الحقل، نظرًا لأن الرياح قد تكسر المياسم قبل حدوث التلقيح إذا ما أجرى الخصى قبل التلقيح بوقت طويل. والبراعم المكتملة التكوين تكون ممتلئة وبتلاتها على وشك الإنفصال. ويتعين إزالة البراعم المتبقية والأزهار المتفتحة فى العنقود الزهرى لتسهيل إجراء عملية الخصى للبراعم المختارة، ولمنع حدوث تلوث للأزهار المخصية من الأزهار المتفتحة. هذا.. وتوجد حدود لعدد الأزهار التى يمكن تخصيصها لعقد الثمار والبذور. ولذا.. فإن إزالة الأزهار الزائدة تزيد فرصة نجاح التلقيحات.

ولإجراء التلقيح تدفع بتلات الزهرة المنتخبة بلطف نحو الخارج، وتُزال الأسدية الخمس بملقط ذى سن مدبب، مع مراعاة عدم كسر القلم. ويلى ذلك تكييس الأزهار المخصية، ويفيد إدخال فرع يحتوى على ورقة أو ورقتين فى الكيس فى المحافظة على أن يكون الهواء رطبًا داخل الكيس. هذا.. ولا يكون الخصى ضروريًّا فى الآباء عقيمة الذكر بصورة تامة (عن Poelham & Sleper ١٩٩٥).

وعمومًا.. فإنه تجرى التلقيحات اليدوية فى البطاطس — لأغراض التربية — كما يلى:

١– تزال المتوك من أزهار نباتات الأمهات قبل تفتحها بيوم أو يومين، ثم تكيس الأزهار المخصية ومعها ورقة أو ورقتان من أوراق النبات لحمايتها من الجفاف. وغنى من البيان أن عملية الخصى — هذه — لا تجرى للأصناف العقيمة ذاتيًّا. هذا.. وتزال جميع الأزهار والبراعم الزهرية الأخرى– التى توجد على النبات — بعد خصى العدد المطلوب من الأزهار.

٢– تكيس كذلك أزهار نباتات الآباء قبل تفتحها، ثم تجمع منها حبوب اللقاح على ظفر الإبهام بالطرق على الزهرة بلطف.

٣- يجرى التلقيح بحك ميسم الزهرة المؤنثة المخصية — برفق — على ظفر الإبهام حتى يغطى بحبوب اللقاح، ويكون ذلك بعد خصى الزهرة المؤنثة بيوم أو يومين.

٤- تغطى الأزهار الملقحة بكيس ورقى مرة أخرى، على أن تزال الأكياس عند بدء نمو مبايض الأزهار (Stevenson & Clark ١٩٣٧).

ويمكن إجراء التلقيح فى أى وقت من النهار ما لم تكن الحرارة شديدة الارتفاع. تُجمع الأزهار المتفتحة من نباتات الآباء، وتترك لتجف أثناء الليل. وفى صباح اليوم التالى يُجمع اللقاح من تلك الأزهار بتعريضها للاهتزاز فى كبسولة جيلاتينية، أو فى أنابيب صغيرة. وللتعامل مع أعداد كبيرة من الأزهار التى تُجمع منها حبوب اللقاح فإن اللقاح يُجمع بوضع الأزهار على منخل، ثم يُعرَّض المنخل لاهتزازات قوية، حيث تسقط حبوب اللقاح من خلال المنخل. وقد يستخدم هزاز يدوى ببطارية فى إحداث الاهتزازات اللازمة لخروج حبوب اللقاح.

يمكن تخزين حبوب اللقاح الفاقدة لرطوبتها العالية (desiccated) فى الثلاجة لمدة ١-٢ أسبوع أو فى مجمدة لمدة ٦-١٢ شهر.

ولإجراء التلقيح يُغمس ميسم الزهرة المخصية فى الكبسولة أو الأنبوبة التى تحتوى على حبوب اللقاح، ثم تُوضع علامة ورقية على عنق الزهرة الملقحة، ثم تكيس ويترك عليها الكيس لحين حصاد الثمرة.

يمكن ملاحظة عقد البذور بعد نحو ٧ إلى ١٠ أيام من التلقيح. ويختلف عدد البذور بالثمرة باختلاف الصنف، ويمكن أن يتراوح بين ٥٠، و ٢٠٠ بذرة/ثمرة (عن Poelham & Sleper ١٩٩٥).

تكون المياسم مستعدة لاستقبال حبوب اللقاح لمدة ١-٢ يوم قبل تفتحها؛ ولذا.. فإن أفضل وقت لإجراء التلقيح هو قبل تفتح البراعم مباشرة أو بعد تفتحها بفترة وجيزة. أما الأزهار الأكبر عمرًا فإنها ربما تكون قد لُقِّحت ذاتيًّا. وتكون البراعم الصغيرة جدًا أكثر صعوبة فى تداولها. وقبل إجراء التلقيح تجب إزالة المتوك وقصّ التويج

لتسهيل نقل حبوب اللقاح إلى الميسم. ولا يكون الخصى ضروريًّا إذا أجرى التلقيح مبكرًا؛ ذلك لأن حبوب اللقاح الكثيرة النابتة المنقولة جرَّاء التلقيح تمنع حدوث إخصاب بحبوب لقاح لاحقة لها فى الوصول إلى الميسم من نفس الزهرة.

يجب جمع حبوب اللقاح من أزهار نباتات الآباء، إما يدويًّا وإما باستعمال الهزازات التى تعمل بالبطارية. وتُنتج معظم حبوب اللقاح بعد ١–٣ أيام من تفتح الزهرة. ويفضل وضع حبوب اللقاح فى كبسولة أو أنبوبة زجاجية على عمق ٥ مم من فوهتها؛ بما يسمح بغمس ميسم الزهرة المؤنثة فيه بسهولة. يجب أن يكون التلقيح بوفرة من حبوب اللقاح لأن الثمرة الواحدة يكمن أن تُنتج حتى ٣٠٠ بذرة؛ فلا يجب أن يكون عدد حبوب اللقاح الملقح بها عاملاً محدِّدًا لإنتاج البذور. يجب أن تكون حبوب اللقاح المستخدمة طازجة وأن يحافظ عليها — عند الضرورة — لمدة شهر على ٢,٥ °م، وإلاّ فإنها تخزن على –٢٠ °م لمدة لا تقل عن سنة.

يجب وضع علامة ورقية على النورات الزهرية الملقحة. تكون الثمار جاهزة للحصاد بعد نحو ٣–٤ أسابيع من التلقيح. وحتى وقت الحصاد لا تتعرض الثمار للسقوط ولا تحتاج إلى تكييس، ولكنها قد تسقط إذا تُركت لفترة أطول. ويمكن جمع الثمار الصلبة وهى بعمر شهر وتركها فى مكان بارد لتستكمل تكوينها؛ حيث تصبح طرية وربما يتغير لونها إلى الإصفرار. هذا.. إلاّ أن البذور قد يمكن استخلاصها بعد شهر واحد من التلقيح (عن Douches & Jastrzebski ١٩٩٣).

يمكن للنورة الواحدة أن تحتوى على ١–٤٠ زهرة حسب الصنف وموسم النمو. وعادة.. يوجد بالنورة عددًا من الأزهار أكبر مما ينبغى؛ مما يتطلب إجراء خف لها بحيث يستبقى ٦–٨ أزهار بكل نورة. ويمكن أن نحصل من ٥–٦ ثمار جيدة النمو من التلقيحات الناجحة على الكثير من البذور. وإذا كانت الثمار أكثر مما ينبغى فإنها لا تكون متجانسة النمو (عن Douches & Jastrzebski ١٩٩٣).

ويمكن استعمال بعض المركبات الكيميائية للمساعدة فى التهجين فقد استُخدِم حامض الجبريلك على نطاق واسع فى حث وتحفيز الإزهار. ويمكن المساعدة فى منع سقوط الأزهار بعد تلقيحها بالمعاملة بالـ 2,4-D، ويفيد ذلك خاصة فى التلقيحات التى لا تُنتج سوى القليل جدًّا من البذور، وذلك لأجل تحفيز نمو المبيض. كذلك يمكن تحسين إبقاء الأزهار بالمعاملة بمثبطات الإثيلين مثل ثيوسلفات الفضة. وقد أفاد استخدام جابول Gapol، وهو مخلوط من عدة منظمات نمو من تلك التى تستخدم فى منع سقوط الأزهار وفى المساعدة فى عقد الثمار (عن Tarn وآخرين ١٩٩٢).

إن من أكبر مشاكل التلقيحات اليدوية — لأغراض التربية — فى البطاطس، ما يلى:

١–عدم إزهار بعض الأصناف والسلالات إلا فى ظروف معينة، وبمعاملات خاصة. وقد سبق بيان كيفية تحفيز مثل هذه النباتات للإزهار.

٢–انتشار ظاهرة العقم الذكرى فى نسبة كبيرة من الأصناف.

٣–سقوط الأزهار الملقحة بسبب عدم عقد عدد كافٍ من البذور بها. وتعالج هذه الحالة بالمعاملة بالأوكسينات — بعد التلقيح — كما سبق أن أسلفنا، أو بمعاملة البراعم الزهرية — وهى فى مرحلة مبكرة من تكوينها — بمركب ثيوكبريتات الفضة Silver thiosulphate.

وقد أفادت هذه المعاملة فى منع تساقط الأزهار بعد إجراء التهجين النوعى بين البطاطس *S. tuberosum*، والنوع *S. chacoense* (Rahimi & Carter ١٩٨٩).

٤–ربما لا تتوافق مواعيد التزهير بين الأصناف التى يُراد تلقيحها معًا، ويعالج ذلك بجمع وتخزين حبوب لقاح الأصناف التى تزهر أولاً، علمًا بأن حبوب اللقاح تحتفظ بحيويتها لمدة شهر على حرارة ٢,٥ °م (Howard ١٩٧٨). وأمكن خزن حبوب اللقاح بصورة جيدة لمدة عام — على الأقل — فى حرارة تقل عن درجة التجمد، وجربت لذلك بنجاح درجات حرارة –٤، و –١١، و–٣٠ °م (Smith ١٩٦٨). كما أمكن تخزين المتوك الجافة لمدة عامين على حرارة –٢٠ °م دون أن تتأثر حيوية حبوب اللقاح.

ويفيد تخزين حبوب اللقاح من موسم لآخر فى إجراء التلقيحات فى مواسم مختلفة دونما حاجة إلى إعادة زراعة سلالات الآباء.

وجدير بالذكر أن حث الإزهار فى سلالات التربية لا يضمن نجاح كل التلقيحات التى يُرغب فى إجرائها؛ ذلك لأن كثيرًا من أصناف Tuberosum تكون حبوب لقاحها عقيمة. ولحسن الحظ، فإن معظم الأصناف التى تنتج حبوب لقاح عقيمة تكون بويضاتها خصبة، ويبدو أن عقم البويضات أمر نادر فى البطاطس. وعليه.. فإنه يمكن تلقيح السلالات عقيمة الذكر باستخدامها كأمهات فى الهجن.

هذا.. والعقم الذكرى صفة وراثية، وذُكر أنه يتحكم فيها جين واحد سائد، أو جينات متنحية، أو تفاعلات جينية — سيتوبلازمية، أو خليط من أكثر من عامل.

ويحدث أحيانًا أن تسقط الثمار حديثة العقد، وفى حالات كهذه يوصى بقطف النورة قبل سقوطها ووضعها فى الصوبة فى برطمان به ماء، مع وضع مطهر بكتيرى فى الماء. وقد يُفيد رش النورة بالأوكسين 2,4-D بعد ٢–٣ أيام من التلقيح والعقد لتحفيز استمرار الثمار العاقدة فى النمو.

ويُفيد جمع حبوب لقاح السلالات المنتخبة فى برامج التربية وتخزينها للاحتفاظ بحيويتها لحين أزهار السلالات الأخرى التى يُراد تلقيحها معها.

كما يفيد تجفيف المتوك وتخزينها على –٢٠ ْم فى حفظ حيوية حبوب اللقاح لمدة عامين. أما الحفظ على ٢,٥ ْم فإنه يكفى لاحتفاظها بحيويتها لمدة شهر (Opena ١٩٩٠).

البذور وتداولها

استخراج البذور

تترك الثمار لأيام قليلة حتى تذبل، ثم تدهك، ويترك اللب مع البذور فى مكان دافئ ليتخمر، ويلى ذلك استخلاص البذور بالغسيل بالماء عدة مرات كما فى الطماطم. هذا.. وتكون نسبة إنبات البذور المستخرجة بطريقة التخمر أعلى من مثيلتها المستخرجة

بالطرق الآلية. ولكن الطريقة الأخيرة لا تستعمل — على أية حال — إلا فى إنتاج البذور الحقيقية لأغراض التكاثر. ويمكن — عندما يكون عدد ثمار كل تلقيح صغيرًا — الاكتفاء بهرس الثمرة على ورقة نشاف، وتركها فى مكان ظليل إلى أن تجف.

ومن الطرق السهلة لاستخلاص البذور عصر الثمرة فى ماء دافئ ثم صرف الماء واللب والبذور غير المكتملة التكوين وهى الأجزاء التى تكون طافية، بينما ترسب البذور المكتملة التكوين فى القاع. وبعد الاستخلاص والتجفيف من الماء الحر فإن البذور يمكن معاملتها بحامض الجبريلك (١٥٠٠–٢٠٠٠ جزء فى المليون) لمدة ٢٤ ساعة أو قد يمكن معاملتها بالبرودة لأجل كسر سكونها؛ ذلك لأن البذور الطازجة تبقى ساكنة لعدة شهور. ويمكن للبذور المخزنة على حرارة الغرفة مع رطوبة نسبية منخفضة أن تحتفظ بحيويتها لمدة لا تقل عن ١٠ سنوات (عن Douches & Jastrzebski ١٩٩٣).

زراعة البذور

تزرع بذور البطاطس قبل موعد الزراعة الطبيعى بشهرين. تكون الزراعة سطحية على عمق حوالى نصف سنتيمتر فى بيئة معقمة خفيفة مثل البيت موس والفيرميكيوليت. تنبت بذرة البطاطس إنباتًا هوائيًّا، وتظهر الفلقتان أعلى سطح التربة نتيجة لاستطالة السويقة الجنينية السفلى. يبرز الجذير من فتحة النقير بالبذرة، ثم ينمو ليكون جذرًا وتديًّا لا يلبث أن يتفرع؛ مكونًا جذورًا جانبية كثيرة. وتكون الأوراق الأولى على هذا النبات بيضاوية الشكل، وبها شعيرات كثيرة.

بعد وصول البادرات إلى الحجم المناسب للشتل.. فإنها تشتل فى الحقل على مسافات واسعة لدراستها، أو تشتل فى أصص صغيرة؛ لتنمو فيها لأسابيع قليلة قبل أن تشتل فى الحقل، أو تشتل فى الحقل، أو تشتل فى أصص قطرها ١٠ سم، وتترك بها إلى أن تقيم.

تسمح الأصص التى يبلغ قطرها ١٠ سم بتكوين درنة بحجم مناسب للتقييم. أما الأصص الأصغر حجمًا.. فإنها تسمح بتقييم عدد كبير من البادرات، إلا أن الدرنات المنتجة فيها تكون صغيرة الحجم، ويحدث العكس إذا كانت الأصص أكبر من ١٠ سم (Smith ١٩٦٨).

تتكون السيقان الأرضية Stolons على النبات وهو ما زال صغيرًا — لا يتعدى طوله سنتيمترات قليلة — وتنشأ فى آباط الأوراق الفلقية. تتجه هذه السيقان نحو الأرض لتخترقها، ثم تتكون — بعد ذلك — درنات صغيرة فى أطرافها. وقد تتكون درنات أخرى صغيرة بنفس الطريقة، بعد أن تنشأ سيقان أرضية مماثلة من آباط الأوراق الأخرى القريبة من سطح التربة (Cutter ١٩٧٨).

وكما سبق بيانه.. فإنه لا ينتقل عن طريق البذور سوى عدد قليل جدًّا من فيروسات البطاطس؛ أهمها فيرس الدرنة المغزلية؛ لذا.. فإن البادرات الناتجة من زراعة البذور تكون خالية تمامًا من الإصابات الفيروسية، وتلزم حمايتها من أية إصابات محتملة بإنتاجها فى صوبات محمية خالية من المن، الذى يمكن أن ينقل إليها عديدًا من الفيروسات.

سكون البذور

تمر بذور البطاطس — بعد حصادها بفترة راحة (سكون) لا تنبت خلالها البذور حتى ولو تهيأت لها الظروف المناسبة للإنبات. ولما كانت هذه الظاهرة تعيق عمل المربى.. فإن دراستها تهمه بالدرجة الأولى.

تتراوح طول فترة سكون البذور من عدة أسابيع إلى عدة شهور فى الأصناف التجارية، وإلى سنة فى أنواع أخرى ثنائية التضاعف ورباعية التضاعف من الجنس *Solanum*، وإلى عدة سنوات فى بعض الأنواع البرية من نفس الجنس. وربما يرجع

سكون البذور إلى بطء وصول الأكسجين إلى الجنين، الذى يكون محاطًا بطبقة سميكة من نسيج النيوسيلة.

ويعتقد أن سكون البذور يرتبط بسكون الدرنات، وأنه يتحكم فيهما نفس النظام البيولوجى؛ لذا.. يرى البعض أن من الخطورة استخدام البذور السريعة الإنبات، وترك البذور التى يتأخر إنباتها؛ لأن ذلك قد يعنى الانتخاب — غير المباشر — لقصر فترة السكون فى الدرنات، وهى صفة غير مرغوبة (Howard ١٩٧٨).

وتستمر حالة سكون البذور ما دام تخزينها فى جو بارد. أما التخزين فى درجة حرارة الغرفة.. فإنه يؤدى إلى تحسين الإنبات تدريجيًّا. ففى إحدى الدراسات.. كانت نسبة إنبات البذور أعلى بعد تسعة شهور من التخزين عما بعد الحصاد مباشرة، وازدادت نسبة الإنبات بعد سنة أخرى من التخزين فى حرارة الغرفة.

وقد أمكن التغلب على حالة السكون فى البذور بمعاملتها بالجبريللين بتركيز ٢٥٠٠ جزء فى المليون لمدة ٤٨ ساعة، أو بهيبوكلوريت الكالسيوم، ثم تجفيفها. كما كانت نسبة إنبات البذور أفضل فى حرارة متغيرة مقدارها ٣٠/٢٠ ْم (ليل/نهار)؛ مقارنة بالإنبات فى حرارة ثابتة مقدارها ٢٥ ْم (Smith ١٩٦٨).

هذا.. إلاّ أن إنبات البذور التى عُوملت بالجبريللين لا يكون بنفس درجة تجانس إنبات البذور التى انتهى سكونها بصورة طبيعية بعد التخزين (Opena ١٩٩٠).

تخزين البذور

قد يتطلب الأمر تخزين بذور البطاطس لعدة سنوات قبل زراعتها، ويمكن فى حالات كهذه تخزين البذور بحالة جيدة لفترات طويلة ما دامت مجففة جيدًا، وكان الهواء المحيط بها جافًّا. فقد أمكن تخزين بذور البطاطس الجافة — لأكثر من مائة صنف — فى جو الحجرة العادى لمدة ١٠ سنوات دون أن تفقد حيويتها، ودون أن تلاحظ أية فروق بينها؛ حيث كانت جميعها عالية الحيوية. كذلك أنبتت البذور التى

خزنت لمدة ١٥، أو ٢٠ سنة بصورة جيدة، إلا أن إنباتها كان أبطأ من إنبات البذور التى خزنت لمدة عشر سنوات فقط (Barker & Johnston ١٩٨٠).

وبالنسبة للتخزين فى درجات الحرارة المنخفضة.. وجد أن بذور البطاطس تحتفظ بحيويتها – بشكل جيد – لمدة ١١ سنة على ٤٫٤ ْم، وكان الإنبات أفضل بعد ١٣ سنة عندما كان التخزين على درجة الصفر المئوى. وفى دراسة أخرى.. أمكن تخزين البذور بحالة جيدة لمدة ٢٠ سنة – على الأقل – على ٢٠ ْم تحت الصفر. كذلك جرب التخزين فى النيتروجين السائل على –١٩٦ ْم؛ حيث وُجد أنه لم يحدث أى ضرر للبذور التى خزنت فيه، والتى اشتملت على بذور ١٥ نوعًا تكون الدرنات من أنواع الجنس *Solanum*؛ مما ينبئ بإمكانية تخزينها بهذه الطريقة لفترات طويلة (Towill ١٩٨٢).

الفصل الخامس

طرق التربية

مُحددات اختيار طرق التربية المناسبة

تُتبع طرق خاصة فى تربية البطاطس، ويعتمد اختيار هذه الطرق على الحقائق التالية:

١- البطاطس محصول خضرى التكاثر

يُعد التكاثر الخضرى ميزة لمربى البطاطس، لأنه يُمكِّن المربى من إكثار أى تركيب وراثى مرغوب دونما حاجة إلى جعله صادق التربية؛ حيث يقنع المربى بالشكل الظاهرى للنبات المرغوب فيه، ما دام هذا الشكل انعكاسًا حقيقيًّا لتركيبه الوراثى، دون أن يهتم بتوصيل هذا التركيب الوراثى إلى حالة الأصالة الوراثية. وتلك هى الطريقة التى استخدمت — وما زالت تستخدم فى إنتاج أصناف البطاطس أيًّا كانت طريقة التربية التى اتُبعت فى إنتاجها.

ولكن يعيب التكاثر الخضرى إصابة البطاطس بعديد من الأمراض الفيروسية التى تنتقل من جيل لآخر عن طريق الدرنات. فإذا أصيبت جميع نباتات إحدى السلالات الخضرية بفيرس ما.. لزم تخليصها منه؛ ليمكن الاستفادة منها فى برامج التربية.

ويتم تخليص النباتات من الفيروسات؛ بالإكثار الدقيق بواسطة مزارع القمة الميرستيمية التى تكون خالية من الإصابات الفيروسية. وبسبب مشكلة الإصابات الفيروسية.. فإن برامج تربية البطاطس تجرى غالبًا فى المناطق الباردة التى يقل فيها نشاط حشرة المن.. الناقل الرئيسى لعدد كبير من فيروسات البطاطس.

وجدير بالذكر أن التكاثر بالبذور الحقيقية يمنع انتقال جميع الفيروسات إلى النسل باستثناء فيرويد درنة البطاطس المغزلية potato spindle tuber viroid.

ومن العيوب الأخرى للتكاثر الخضرى بالنسبة للمربى ما يلى:

١- قد لا تُزهر الأصناف، وحتى إذا أزهرت فقد تكون حبوب لقاحها عقيمة؛ ومن ثم تقل الاستفادة منها فى برامج التربية التى تتطلب إجراء تلقيحات.

٢- يتعين تخزين كميات كبيرة من الدرنات فى ظروف مثالية.

٣- يكون نقل الدرنات أصعب كثيرًا من نقل البذور.

٤- تتعين زراعة السلالات المنتخبة سنويًّا لأجل المحافظة عليها.

٥- يكون إكثار الدرنات أبطأ كثيرًا من الإكثار بالبذور.

٦- توجد دائمًا فرصة انتقال المسببات المرضية من فيروسات وبكتيريا وفطريات ونيماتودا، وكذلك انتقال الحشرات بين الدول عند تبادل الجيرمبلازم. وقد أمكن التغلب على تلك المشكلة بالاستعانة بمزارع الأنسجة فى عملية تبادل الجيرمبلازم (Opena ١٩٩٠).

٢- البطاطس نبات خليط وراثيًّا

يُعد نبات البطاطس على درجة عالية من الخلط الوراثى heterozygosity، وعليه.. فإنه تلزم زراعة عدة آلاف من النباتات فى الجيل الثانى لأى تلقيح؛ لكى يمكن الحصول على أحد التركيبات الوراثية المرغوبة.

يؤدى تلقيح أى صنفين معًا إلى إنتاج مدى واسع من التباينات الوراثية، وبما يسمح بالانتخاب لبعض الصفات فى الجيل الأول. هذا إلاّ أن حالة الخلط الوراثى العالية تلك لها انعكاسات غير جيدة على التربية، نظرًا لأن الأصناف المهجنة معًا لا تُورِّث صفاتها الجيدة إلاّ إلى نسبة صغيرة من النسل؛ الأمر الذى يتطلب زراعة أعداد كبيرة من النسل الهجين لزيادة فرصة عزل انعزالات مرغوب فيها.

ويذكر Smith (١٩٦٨) أنه يُفحص — فى الولايات المتحدة — نحو ٣٠٠ ألف بادرة بطاطس سنويًا (قبل عام ١٩٦٨)، بينما لا يُنتج سوى ستة أصناف كل عام، ولا ينجح وينتشر فى الزراعة سوى عدد قليل منها.

إن احتمال أن تصبح أية بادرة — من أى تلقيح — صنفًا جديدًا لهو احتمال ضعيف للغاية، وأول ما يجب على مربى البطاطس أخذه — فى الحسبان — هو الواقعية؛ لأن "الصنف الكامل" ليس له وجود، وهناك من الأسباب ما يجعلنا نعتقد باستحالة تواجده. خذ — مثلاً — ما يحدث عند انتخاب البادرات التى يمكن أن تكون إحداها أساسًا لصنف جديد بعد إجراء التلقيح المرغوب.

يلزم — أولاً — اختيار البادرات التى يكون نضج درناتها فى الموعد المرغوب؛ لإخضاعها لاختبارات الصفات الاقتصادية الهامة التى نفترض أنها تكون مستقلة فى وراثتها. فإذا افترضنا أن الانتخاب يكون على مستوى ١٠٪ (أفضل ١٠٪ من السلالات) بالنسبة لصفات المحصول، وشكل الدرنة، والتشقق، والصفات الأكلية، والمقاومة للندوة المتأخرة، والمقاومة لفيرس التفاف الأوراق، والجرب، وعلى مستوى ٢٠٪ بالنسبة لصفات حجم الدرنة، وطبيعة النمو الخضرى، واللون الداخلى، والمقاومة لأربعة أمراض أخرى، وعلى مستوى ٥٠٪ بالنسبة لصفات لون الجلد، ومقاومة التثألل، والمقاومة لفيرس Y البطاطس.. فإن السلالة التى تكون مُرضية للمربى وتحتوى على السبع عشرة صفة المرغوبة تظهر بمعدل مرة فى كل ١٠ ملايين بادرة. هذا.. مع العلم بأن أشد حالات الانتخاب (على مستوى ١٠٪) ليس شديدًا فى واقع الأمر، ولم يفترض حدوثه إلا بالنسبة لسبع صفات فقط. وحتى إذا ما أُجرى الانتخاب على مستوى ٥٠٪ بالنسبة لجميع الصفات. فإن احتمال ظهور التركيب الوراثى المرغوب لا يتعدى واحدًا فى كل ١٥٠٠٠٠ بادرة.

ويستنتج من ذلك أن على المربى أن يهتم بعدد أقل من الصفات، أو أن يجرى الانتخاب على مستوى أقل شدة. ومن الطبيعى أن الارتباطات غير المرغوبة بين الصفات تجعل الانتخاب أكثر صعوبة (عن Howard ١٩٧٨).

٣- البطاطس نبات رباعى التضاعف

إن كون البطاطس رباعية التضاعف يعنى أن كل جين يوجد ممثلاً أربع مرات ويجعل من الصعوبة بمكان دراسة وراثة الصفات. فلو فُرض وجود أليلين لجين ما.. فإن

ذلك يعنى توفر خمسة تراكيب وراثية مختلفة لهذا الجين. وفى حالة غياب السيادة.. يكون لكل تركيب وراثى شكل ظاهرى خاص به. وقد يمكن التمييز بين هذه التراكيب الوراثية، ويتوقف ذلك على مدى تأثر الصفة بالعوامل البيئية، ومدى حساسية الأجهزة المستخدمة فى قياس تلك الصفة.

أما إذا كان عدد الجينات التى تتحكم فى الصفة اثنين، وكان لكل منهما أليلان.. فإن عدد التراكيب الوراثية الممكنة يصبح ٢٥. فإذ كان الجينان المتحكمان فى الصفة متساويين فى تأثيرهما، ولا يتفاعلان معًا.. فإن الأشكال المظهرية تكون ممثلة كالتالى:

شكل مظهرى واحد يكون ممثلاً بخمسة تراكيب وراثية.

شكلان مظهريان يكون كل منهما ممثلاً بأربعة تراكيب وراثية.

شكلان مظهريان يكون كل منهما ممثلاً بثلاثة تراكيب وراثية.

شكلان مظهريان يكون كل منهما ممثلاً بتركيبين وراثيين.

شكلان مظهريان يكون كل منهما ممثلاً بتركيب وراثى واحد.

ويعنى ذلك استحالة التعرف على التركيب الوراثى من الشكل الظاهرى للفرد، حتى فى غياب السيادة، كما يصعب كثيرًا تجميع الجينات المرغوب فيها بحالة أصيلة.

أما إذا كانت الصفة كمية، ويتحكم فيها — مثلاً — ١٠ جينات، وكانت الجينات متساوية فى تأثيرها على الصفة، ولا تتفاعل مع بعضها البعض.. فإن عدد التراكيب الوراثية الممكنة يصبح ٩٧٦٥٦٢٥، بينما لا يتوفر سوى ٤١ شكلاً مظهريًّا، منها اثنان فقط يكون كل منهما ممثلاً بتركيب وراثى واحد. فإذا علمنا باحتمال وجود درجات مختلفة من السيادة والتفوق بين مختلف الآليلات والجينات، واحتمال عدم تساوى الجينات فى تأثيرها.. لأمكننا تقدير مدى صعوبة التعرف على التركيب الوراثى المرغوب من الشكل الظاهرى للفرد. ومما يزيد من تعقيد المشكلة.. أن معظم الصفات

الاقتصادية الهامة — مثل المحصول والكثافة النوعية — ذات درجات توريث منخفضة جدًّا، وتتأثر — بشدة — بالعوامل البيئية (Plaisted ١٩٦٦).

ويبين جدول (٥-١) النسب النظرية للتراكيب الوراثية المرغوب فيها — وهى التى تجمع الجينات المطلوبة من أبوين مختلفين فى نسل الجيل الأول الهجين — وذلك فى كل حالات التزاوج وبافتراض الاهتمام بجينين فقط وعشوائية الانعزال الكروموسومى.

جدول (٥-١): النسب النظرية للتراكيب الوراثية المرغوب فيها، وهى التى تجمع الجينات المطلوبة من أبوين مختلفين فى نسل الجيل الأول الهجين، وذلك فى كل حالات التزاوج وبافتراض الاهتمام بجينين فقط وعشوائية الانعزال الكروموسومى.

طراز التزاوج	التركيب الوراثى الافتراضى للأبوين	النسبة المتوقعة للتراكيب الوراثية المرغوب فيها (٪)
simplex × simplex	Aaaabbbb × aaaa Bbbb	25
duplex × duplex	AAaabbbb × aaaa BBbb	70
triplex × triplex	AAAabbbb × aaaa BBBb	100
quadruplex × quadruplex	AAAAbbbb × aaaa BBBB	100
simplex× duplex	Aaaabbbb × aaaa BBbb	42
simplex × triplex	Aaaabbbb × aaaa BBBb	50
simplex× quadruplex	Aaaabbbb × aaaa BBBB	50
duplex× triplex	AAaabbbb × aaaa BBBb	83
duplex × quadruplex	AAaabbbb × aaaa BBBB	83
triplex × quadruplex	AAAabbbb × aaaa BBBB	100

وعندما يتحكم فى الصفة جينات متنحية بصورة أساسية فإن نسبة التراكيب الوراثية المرغوب فيها فى النسل الهجين تنخفض بشدة، ولا يمكن التعرف عليها إلاّ عندما يكون كلا الأبوين duplex على الأقل فى كل الجينات محط الاهتمام. وحتى فى تلك الحالة، فإن نسبة التراكيب الوراثية الأصيلة فى كل الآليلات المتنحية — بفرض الجمع بين جينين فقط — لا تتعدى بادرة واحدة من بين كل ١٢٩٦ بادرة. وتنخفض تلك النسبة بشدة بزيادة عدد الآليلات المتنحية التى يُرغب فى تجميعها معًا.

هذا.. ونادرًا ما يتعامل المربى مع حالات بسيطة كتلك المبينة أعلاه، فهو غالبًا ما يهتم بعدد كبير من الصفات؛ مما يعقد المشكلة حتى ولو كانت الصفات بسيطة. هذا.. فضلاً عن أن الانعزال العشوائى للكروماتيدات الذى يحدث فى *S. tuberosum* يزيد من صعوبة المشكلة، بخفضه لنسبة كل من الجاميطات الـ nulliplex المتحصل عليها من الآباء الـ triplex، والجاميطات الـ duplex المتحصل عليها من الآباء الـ simplex (Opena ١٩٩٠).

٤- عدم تحمل البطاطس للتربية الداخلية

لا تتحمل البطاطس التربية الداخلية، حيث تتدهور قوة نموها بشدة مع التربية الداخلية.

وحتى إذا رغبنا فى تأصيل الصفات بالتربية الداخلية فإن الأمر يتطلب أجيالاً من التربية الداخلية يزيد عددها بمقدار ٣,٨ مرة عما فى الأنواع الرباعية التضاعف للوصول إلى نفس مستوى الأصالة الوراثية.

يعنى ذلك أنه يكون من الصعوبة بمكان إنتاج سلالات نقية بطريق التلقيح الذاتى.

وتزداد المشكلة تعقيدًا بسبب ظاهرة العقم الذكرى التى يزداد ظهورها مع عملية التربية الداخلية (عن Douches & Jastrzebski ١٩٩٣).

٥- انتشار ظاهرة عدم التوافق فى أنواع الجنس *Solanum*

تُعد أنواع البطاطس ثنائية التضاعف وخلطية التلقيح، ومرد ذلك إلى ظاهرة عدم التوافق التى تنتشر فيها، وهى من النوع الجاميطى ويتحكم فيها أليلات S. تنتشر الظاهرة فى أنواع البطاطس الثنائية التضاعف المزروعة منها والبرية، ولكن توجد أنواع قليلة متوافقة ذاتيًّا، مثل: *S. brevidens*، و *S. etuberosum*، و *S. morreliforme*.

وبالمقارنة.. فإن معظم الأنواع الرباعية والسداسية التضاعف ذات حبوب اللقاح الخصبة تكون متوافقة ذاتيًّا. هذا على الرغم من تواجد أليلات S فى الأنواع المزروعة

رباعية التضاعف (ssp. *tuberosum*، و ssp. *andigena*)، وقد ثبت ذلك من الدراسات على الـ dihaploids المُتحصل عليها منها.

وعلى الرغم من كون الأنواع المزروعة الرباعية التضاعف متوافقة ذاتيًّا، إلاّ إنها تكون خلطية التلقيح، ويحدث فيها تدهور فى قوة النمو مع التربية الداخلية، ويقل محصولها بشدة مع استمرار التربية الداخلية.

وقد اقتُرح أن انهيار آلية عدم التوافق الذاتى فى مستويات التضاعف العالية مرده إلى حدوث تفاعلات تنافسية (mutual weakening) لعوامل S، وربما كان مرده — أيضًا — إلى وجود جينات تُحوِّر من فعل أليلات S (Opena ١٩٩٠).

المزايا التى توفرها البطاطس عند تربيتها

إن من أهم المزايا التى توفرها البطاطس عند تربيتها، ما يلى:

١- تتميز حالة التضاعف الرباعى للبطاطس بإنتاجيتها العالية، ومرد تلك القوة فى المحصول إلى التفاعلات بين الأليلات فى الموقع الجينى الواحد وبين المواقع المختلفة. ويعنى ذلك أن التربية يجب أن توجه نحو تعظيم حالة الخلط الوراثى فى الأصناف الرباعية التضاعف لزيادة قوة الهجين، لأن حالة كثرة الآليلات تُعد عاملاً هامًّا فى تحديد قوة هجين الأصناف الرباعية التضاعف.

٢- يمكن الاستفادة من النباتات الأحادية المتحصل عليها من الرباعية (التى بها نصف عدد كروموسومات الرباعية، وهى التى تكون ثنائية التضاعف) فى التهجين مباشرة مع الأنواع الثنائية التضاعف، وهى التى تقدر بنحو ٧٣٪ من أنواع الجنس *Solanum* وتحمل عديدًا من الصفات التى تفيد فى تحسين البطاطس. وبعد الوصول إلى تراكيب وراثية متميزة تحمل جينات مرغوب فيها فإنه يمكن استعمال جاميطات ٢ ن منها للحصول على نسل ٤ س (عن Douches & Jastrzebski ١٩٩٣).

برامج التربية لإنتاج الأصناف الجديدة

يقل كثيرًا عدد أصناف البطاطس المستخدمة بالفعل فى الزراعة عن العدد الذى ينتجه المربين. ففى عام ١٩٩١ احتلت سبعة أصناف — فقط — ٧٤٪ من مساحة البطاطس المزروعة فى الولايات المتحدة وكندا، واحتل صنف واحد منها — وهو Russet Burbank — ٣٤٪ من المساحة الكلية، بينما كانت الأصناف الستة الأخرى — مرتبة تنازليًّا — هى: Superior، و Shepody، و Norchip، و Kennebec، و Atlantic، و Russet Norkotah (عن Plaisted وآخرين ١٩٩٤).

ومنذ الحرب العالمية الثانية — حتى ١٩٩٤ — كان يُنتج خمسة أصناف من البطاطس سنويًا فى الولايات المتحدة وكندا، مع زراعة ودراسة ١٠٠٠٠٠ بادرة سنويًّا، ليمكن العثور على واحدة تستحق أن تُعطى اسمًا لصنف جديد. وعادة .. فإن واحدًا من كل ١٠ أصناف جديدة مسماه يستمر إنتاج تقاويه كصنف جديد؛ بما يعنى أن المربين يُقيِّمون حوالى مليون بادرة لكل صنف جديد.

قد يبدو ذلك الأمر شديد البطء والتكلفة، لكن يتعين توضيح ثلاث نقاط، كما يلى:

١- إن الوقت الذى يلزم لإنتاج وتعرف تركيب وراثى جديد قصير جدًّا، ويعد أقل المراحل كلفة، بينما يُقضى جل الوقت فى تقييم السلالات المنتخبة وإعدادها لتدخل فى برامج إنتاج التقاوى.

٢- إن البرامج التقليدية تُنتج أصنافًا جديدة بالسرعة التى يمكن أن تستوعبها برامج إنتاج التقاوى.

٣- إن البرامج التقليدية ليست عديمة المرونة؛ إذا إنها تستوعب ما يستجد من تقنيات تُفيد فى سرعة الإنجاز (عن Plaisted وآخرين ١٩٩٤).

ولقد تباينت المدة التى استغرقتها برامج تربية البطاطس فى الولايات المتحدة وكندا من وقت إجراء التلقيحات حتى إنتاج الصنف الجديد — وذلك لخمسة وثلاثين صنفًا أنتجت خلال الفترة بين ١٩٨٢، و ١٩٩٢ — كما يلى:

عدد السنوات	عدد الأصناف
١٠	٢
١١	١
١٢	٢
١٣	٥
١٤	٨
١٥	٣
١٦	١
١٧	٢
١٨	٢
١٩	٣
٢٠	٢
٢١	١
٢٢	١
٢٣	١
٢٤	١

ويتبين مما تقدم أن متوسط mean، وأعلى تكرار mode لعدد الأصناف المنتجة كان لبرامج تربية امتدت لأربعة عشر سنة.

ومؤخرًا.. أصبحت برامج التربية تُفرز أصنافًا تجمع العديد من الصفات الهامة المرغوب فيها. ومن أمثلة ذلك الصنف Payette Russet الذى أُنتج عام ٢٠١٥ بواسطة وزارة الزراعة الأمريكية، والذى يصلح لغرضى الاستهلاك الطازج والتصنيع، ويتحمل التخزين (ثمانية شهور على ٥٫٦ °م) دون أن يزداد فى درناته تركيز السكريات المختزلة أو الأسبارجين asparagine، ويقل إنتاجها من الأكريماليد acrylamide، كما تتميز درناته بتجانس توزيع السكر فيها؛ فلا تكون رقائق الشبس مبرقشة. يُنتج هذا الصنف

محصولاً عاليًا من درنات لدرجة الأولى، ويتميز بطول فترة سكون درناته. وهو مقاوم لكل من الندوة المتأخرة بالدرنات والنموات الخضرية، والجرب العادى، ويحمل مقاومة قصوى لفيرس واى البطاطس (بالجين Rysto)، ومقاومة متوسطة لكل من ذبول فيرتسيليم، والندوة المبكرة، والبقع الحلقية الفلينية corky ringspot، ويقل فى درناته النمو الثانوى، وتشققات النمو، ويُعد وسطًا فى إصابة درناته بالقلب الأجوف (Novy وآخرون ٢٠١٧).

اختيار الآباء لبرامج التربية

يُستخدم — عادة — أربع مجموعات من الآباء لبدء برامج التربية، وهى: أصناف مجموعة Tuberosum، ومجموعة الـ Andigena والأنواع المزروعة الثنائية التضاعف، والأنواع البرية.

تُعد أصناف Tuberosum متأقلمة على النهار الطويل الذى يسود فى صيف المناطق الباردة. وتحت ظروف النهار القصير فى المناطق الاستوائية وشبه الاستوائية.. فإن تلك الأصناف تكمل نموها مبكرًا، ومن ثم تكون أقل إنتاجية عما فى المناطق الباردة.

وعندما لا تتوفر الصفات المطلوبة فى Tuberosum فإن الاختيار التالى يكون فى مجموعة Andigena التى تحتوى على كم هائل من التباينات الوراثية. ومن بين الجينات الهامة التى تتوفر فى تلك المجموعة تلك التى تتحكم فى: المقاومة للندوة المتأخرة، والمناعة لفيروسى Y، و X البطاطس، والمقاومة لفيرس S البطاطس، والمقاومة لكل من الجرب العادى، والتثألل، وذبول فيرتسيليم، والمقاومة لنوعى المن *Myzus persicae*، و *Macrosiphum euphorbiae*.

ويمكن لمعظم الأنواع الثنائية التضاعف المزرعة منها والبرية — أن تتهجن معًا بسهولة، وتكون نباتات الجيل الأول بينها خصبة وقوية النمو. كما أن غياب عوائق التهجين بين معظم أنواع البطاطس يُفيد كثيرًا فى توسيع دائرة التباينات الوراثية التى يمكن الاستفادة منها فى التربية.

وتعد الأنواع المزروعة ثنائية العدد الكروموسومى شديدة التباين وراثيًّا وتحتوى على كم هائل من الثروة الوراثية التى لم يُستفد منها على نطاق واسع بعد. ومن بين الجينات المفيدة فى تلك المجموعة تلك التى تتحكم فى المقاومة لفيروسات A، و X، و Y البطاطس وفيرس التفاف أوراق البطاطس، والمقاومة للندوة المتأخرة والعفن الحلقى والذبول البكتيرى، وذبول فيرتسيليم، والمقاومة للحشرات، مثل الخنفساء البرغوثية والمن، والمقاومة للنيماتودا. وتحمل الصقيع، والمحتوى العالى من المادة الجافة.

ويبدو أنه لا توجد صعوبة فى تلقيح الأنواع ثنائية التضاعف مع الرباعية، علمًا بأن النسل الناتج يكون غالبًا رباعى التضاعف، وليس ثلاثى التضاعف كما يُتوقع؛ الأمر الذى يرجع — أساسًا — إلى زيادة نسبة الجاميطات غير المختزلة العدد الكروموسومى وحيويتها فى الأب ثنائى التضاعف.

وتُعد الأنواع البرية هى الملجأ الأخير للحصول على الصفات المرغوب فيها عندما لا تتوفر تلك الصفات فى المجموعات الصنفية المنزرعة؛ أو أنها قد تتوفر ولكن ليس بتركيز عالٍ كما فى الأنواع البرية. لكن يُعاب على الاستعانة بالأنواع البرية فى التربية صعوبة التخلص من الصفات غير المرغوب فيها، وهى التى تنتقل إلى النسل، خاصة إن كانت تلك الصفات شديدة الارتباط بالجينات المرغوب فيها.

وتُعد جينات R لمقاومة الندوة المتأخرة من أنجح الأمثلة على الاستعانة بالأنواع البرية فى التربية، وهى الجينات التى حُصِلَ عليها من *S. demissum*. ومن الجينات الأخرى المفيدة بالأنواع البرية جينات المقاومة للنيماتودا الذهبية golden nematode التى تتوفر فى كلٍ من: *S. vernii*، و *S. oplocense*، و *S. spegazinii*، و *S. saparsipilum*، و *S. boliviense*، و *S. brevicaule*، و *S. megistacrolobum*، والمقاومة للمن التى تتوفر فى *S. polyadenium*، و *S. tarijense*، و *S. berthaultii*، وأنواع أخرى، والمقاومة لخنفساء كلورادو فى *S. chacoense*؛ والمقاومة القصوى لكل سلالات فيرس Y البطاطس فى *S. stoloniferum*، والمقاومة لفيرس التفاف أوراق

البطاطس فى *S. demissum*، و *S. acaule*، و *S. chacoense*، و *S. stoloniferum* (عن Opena ١٩٩٠).

تربية البطاطس بطرق التهجين والانتخاب

تتبع الخطوات التالية — عادة — فى برامج تربية البطاطس بالتهجين والانتخاب:

١- تختار الآباء التى تهجن معًا لبدء برنامج التربية، وتكون — عادة — من الأصناف ذات الصفات البستانية المرغوبة والمقاومة للأمراض الهامة. تلقح هذه الأصناف معًا، ويوصى بإجراء هذه الخطوة فى بيت محمى (صوبة)؛ لكى لا يحدث أى خلط وراثى. وتفضل خطوة التلقيحات بين الأصناف — هذه — عن التلقيح الذاتى الذى يجرى أحيانًا. ويفضل — دائمًا — أن يكون أحد الآباء صنفًا تجاريًّا ناجحًا ذا صفات بستانية مرغوب فيها. يُهجن هذا الصنف — الذى يكون من تحت النوع *S. tuberosum* ssp. *tuberosum* — مع أحد الأصناف التجارية التابعة لتحت النوع *S. tuberosum* ssp. *andigena* إن أمكن. فإن لم يتوفر صنف مناسب من مجموعة Andigena.. استخدم صنف من الأنواع الثنائية المزروعة للجنس *Solanum*. فإنم لم تتوفر الصفة أو الصفات المطلوبة فى أى منهما.. تستخدم الأنواع البرية كبديل أخير لها.

تُزرع البذور التى تُنتج من التلقيحات فى مواجير أو أحواض لإنتاج الشتلة، وتبقى فيها البادرات إلى أن تصل إلى مرحلة نمو الورقة الحقيقية الثانية إلى الرابعة؛ حيث تُشتل — حينئذ — فى أصص ٨ سم؛ لتبقى فيها لحين النضج، أو إلى أن تصلح الدرنات المتكونة فيها للزراعة.

٢- تُزرع — فى السنة الثانية — الدرنات التى كونتها البادرات فى السنة الأولى، وتنتخب أفضل الجور (hill selection) عند الحصاد على أساس الصفات البستانية؛ مثل: المحصول الظاهر apparent yield، وشكل الدرنات، وعمق العيون، ولون الجلد، واللون الداخلى. يستبعد — على أساس هذا التقييم — نحو ٩٧٪–٩٩٪ من الجور، ويحافظ على درنات بقية الجور لمزيد من التقييم.

٣– تزرع – فى السنة الثالثة – الدرنات التى سبق انتخابها، فى خطوط بمعدل ١٠ جور من كل سلالة، على مسافة ٢٥ سم بين الجور. تُقيم – فى هذا العام – صفات النمو الخضرى، وموعد النضج، والمحصول، والصفات البستانية. تنتخب – على أساس هذا التقييم – ١٥٪–٢٠٪ فقط من السلالات، ويحتفظ بنحو ١٠ كجم من درنات كل سلالة منها.

تؤدى دورتا الانتخاب – فى السنتين الثانية والثالثة – إلى خفض عدد النباتات من ٥٠ ألف بادرة – التى يبدأ بها البرنامج – إلى نحو ٢٥٠ سلالة خضرية، وتكون الصفات البستانية هى الأساس التى يبنى عليه الانتخاب فى كلتا الدورتين.

٤– تزرع – فى السنة الرابعة – درنات السلالات التى سبق انتخابها، فى خطوط بمعدل ٥٠ جورة من كل سلالة، على مسافة ٢٥ سم بين الجور. تُقيم السلالات على أساس المحصول النسبى، والكثافة النوعية، وصفات الشبس، والصفات التصنيعية الأخرى، كما تقيم مدى حساسية الدرنات للاخضرار، وتجرى اختبارات حقلية وداخل البيوت المحمية لمقاومة الأمراض المختلفة. وبناء على هذا التقييم.. تنتخب ٣٠ – ٤٠ سلالة فقط للإكثار والاختبار فى مناطق مختلفة.

٥– يجرى – فى السنة الخامسة وما يليها – مزيد من الاختبارات، مع خفض عدد السلالات المنتخبة سنويًّا، إلى أن تصل إلى سلالة واحدة أو أكثر، تكون كل منها أساسًا لصنف جديد (Akeley ١٩٦٦).

يستغرق برنامج تربية البطاطس – عادة – ١٥ عامًا، وذلك على النحو التالى كما يجرى فى كندا:

١– بدء عشيرة البادرات:

تُنتج بذور التلقيحات وتستخلص فى العام الأول، ثم تُزرع فى العام الثانى لحصاد درنات البادرات وهى التى تكون فى حدود ٨٥٠٠٠ درنة من ١٢٠ تلقيح.

٢- الانتخاب فى الأجيال المبكرة:

تزرع الـ ٨٥٠٠٠ درنة فى العام الثالث ويُنتخب نسل ١٠٪ منها. وفى العام الرابع تزرع درنات من الـ ٨٥٠٠ نبات المنتخب، وينتخب ١٢٪ منها. وفى العام الخامس تُزرع درنات من الـ ١٠٠٠ نبات المنتخب، وينتخب ٢٠٪ فقط منها لمزيد من التقييم.

٣- الانتخاب فى الأجيال المتأخرة:

تُزرع درنات من الـ ٢٠٠ نبات المنتخب للتقييم فى العام السادس وينتخب ٥٠٪ منها، وتزرع درنات من الـ ١٠٠ نبات المنتخب للتقييم فى العام السابع.

٤- الانتخاب فى الأجيال المتقدمة فى مواقع مختلفة:

تُزرع الأنسال المنتخبة فى تجارب بمكررات فى ثلاثة مواقع فى العام الثامن ويُجرى تقييم موسع لمقاومة الأمراض وصفات الجودة، ويكرر الأمر فى السنوات التاسعة والعاشرة والحادية عشرة والثانية عشر مع التوسع فى التقييم لمختلف الصفات، وخفض عدد السلالات المنتخبة سنة بعد أخرى، حتى يقتصر الأمر على سلالة واحدة منتخبة فى العام الثانى عشر.

٥- التقييم التجارى:

يُجرى التقييم التجارى لدى المزارعين فى العامين الثالث عشر والرابع عشر.

٦- التسجيل:

يُجرى التسجيل فى العام الخامس عشر (عن Tarn وآخرين ١٩٩٢).

إن عملية البحث عن سلالة خضرية مرغوب فيها تبدأ مع أول جيل يُزرع فى الحقل. ويجب قصر الانتخاب فى الأجيال المبكرة على الصفات الواضحة التى يمكن التعرف عليها بسهولة، مثل لون جلد الدرنة، وعيوب الدرنة، وبعض الإصابات المرضية. ومع تقليص عدد السلالات وزيادة كمية الدرنات المكثرة، يمكن حينئذٍ الانتخاب للصفات الأكثر تباينًا والتى تتطلب أن يكون التقييم فى مكررات، مثل صفات المحصول، وخصائص الجودة، والمقاومة للأمراض. وفى الأجيال المبكرة يمكن أن

ينخفض معدل الانتخاب إلى ٥٪، ولكن مع تقدم الأجيال يزداد المعدل، ويمكن أن يصل فى تجارب التقييم المحصولى المبكرة إلى ٣٠٪. ومع كل جيل تزداد مساحة القطعة التجريبية، وعدد المكررات، وعدد مواقع التقييم.

وتُفيد التربية بطريقة انتخاب النسب pedigree method كثيرًا حينما تكون الصفات التى يُرغب فى تجميعها معًا فى سلالة خضرية جديدة بسيطة وسائدة؛ حيث تظهر التراكيب الوراثية المرغوب فيها بنسب عالية، ويمكن انتخابها فى الحال فى النسل الهجين. وبفرض الرغبة فى جمع جينين سائدين معًا، وأن انعزال الكروموسومات عشوائى، فإن نسبة التراكيب الوراثية المرغوب فيها تتراوح بين ٥٪، و١٠٠٪ حسب التركيب الوراثى للسلالات الخضرية الأبوية كما أسلفنا بيانه فى جدول (٥-١). ولا تظهر النسبة المنخفضة (٢٥٪). إلاّ عندما يكون التلقيح simplex × simplix، وحتى تلك النسبة فإنها تكون كافيه لإجراء الانتخاب باعتبار النسل الذى يتم تداوله يكون بالآلاف وليس بالمئات.

تكون البادرات الناتجة عن إنبات بذور حقيقية خالية من الإصابات الفيروسية لأن جميع فيروسات البطاطس لا تنتقل عن طريق البذور، وذلك باستثناء أربعة فيروسات، منها فيرويد الدرنة المغزلية. وتقع على المربى مسئولية المحافظة على السلالات المنتخبة من الإصابات الفيروسية خلال مختلف مراحل التربية والانتخاب والإكثار. وتتبع لأجل تحقيق ذلك مجموعة من الإجراءات.

فبداية .. يُنمِّى جيل البادرات البذرية فى صوبة زجاجية أو سلكية منيعة ضد المن. ويتبع إلى جانب ذلك برنامج لمكافحة الحشرات لقتل أى حامل منها للفيروسات، مع تعقيم التربة وتقليل تداول البادرات إلى الحد الأدنى، ومع تطهير الأيدى والأدوات والمعدات الأخرى المستخدمة فى الصوبات.

ويمكن كسر سكون البذور حديثة الحصاد بمعاملتها بحامض الجبريلك، إلاّ أن إنباتها لا يكون متجانسًا كتجانس إنبات البذور التى انتهى سكونها طبيعيًّا بعد التخزين.

تكون زراعة البذور فى أى أوعية مناسبة وتُملأ بمخلوط زراعة عادى، مع ضرورة تعقيمه وتزويده بالعناصر المغذية الضرورية.. ويمكن نقل البادرات عند كبرها فى الحجم إلى أوعية صغيرة، كل على انفراد. ويستخدم لذلك أصص ١٠ سم. ويُعد ذلك الحجم اختيار وسط بين الحجم الأكبر الذى يسمح بالحصول على درنات كبيرة الحجم ولكنه لا يسمح بتقييم أعداد كبيرة من البادرات، والحجم الأصغر الذى لا يسمح بتكوين درنات مناسبة.

وفى حالة قلة كمية البذور المتاحة للزراعة والرغبة فى الحصول على أكبر عدد من البادرات منها، فإنه يمكن استنباتها فى أطباق بترى، ثم نقلها إلى أوعية صغيرة كما سبق.

ويجب الحذر من عدم اتباع العشوائية فى أخذ البادرات عند نقلها لأصص الشتل؛ فلا يُختار — عن قصد — البادرات الكبيرة السريعة النمو؛ ذلك لأن سكون البذور الحقيقية وسكون الدرنات مرتبطان، وقد يكون اختيار البادرات السريعة الإنبات — وهى التى تكون فترة سكونها قصيرة — بمثابة انتخاب دون وعى لبادرات تُنتج درنات ذات فترة سكون قصيرة. تصبح هذه المشكلة حادة عندما تكون زراعة البذور الحديثة الحصاد فى الحال دون تخزين. ومن ناحية أخرى، فإن انتخاب البادرات السريعة الإنبات عمدًا قد يكون وسيلة لتقصير سكون الدرنات فى المناطق التى تكون فترة السكون القصيرة مفضلة فيها.

ويتعين زراعة جيل السلالات الخضرية الأول وكل الأجيال التالية حتى بدء إجراء التقييم الحقلى.. يتعين زراعتها فى مناطق بعيدة عن حقول الإنتاج التجارى للبطاطس ويقل فيها انتشار المن، مع اتخاذ الإجراءات اللازمة لمكافحة الحشرات.

أما تجارب التقييم الموسعة التالية فإنها تُجرى تحت ظروف الحقل فى المناطق التى تنتشر فيها زراعة البطاطس. وفى كل الحالات، وفى أجيال الإكثار بعد ذلك.. يتعين المحافظة على السلالات الخضرية المنتخبة من الإصابات الفيروسية.

تتباين الصفات التى يُرغب فى انتخابها كثيرًا فى وراثتها بين البسيطة التى يتحكم فيها جين واحد والمعقدة التى يتحكم فيها عديد من الجينات. ومن المنطقى أن يُجرى الانتخاب للصفات المرغوبة فى المرحلة المناسبة لها خلال مختلف أجيال التربية. فلا يجوز أبدًا الانتخاب لصفة المحصول خلال جيل البادرات أو الأجيال الأولى للسلالات الخضرية، بينما يمكن بأمان تام التخلص من البادرات الضعيفة النمو وتلك التى تبدو برية فى صفاتها، وذات السيقان الجارية الطويلة كما فى الأنواع البرية.

ويمكن فى جيل السلالات الخضرية الأول الانتخاب للصفات ذات درجة التوريث العالية، مثل شكل الدرنة، وعمق العيون.

وعادة.. فإنه من بين حوالى ٣٠٠٠٠ بادرة يبدأ بها برنامج التربية فإن عدد السلالات التى تُنتخب فى نهاية الأمر يتراوح بين الصفر وسلالتين فقط.

ومن تقييم فى موقع واحد يُجرى فى جيل السلالات الخضرية الثالث يزداد عدد المواقع تدريجيًّا حتى يصل إلى ستة أو أكثر فى العام السابع. ومن المهم كذلك إجراء التقييم فى أكثر من عروة زراعة، مع التقييم والانتخاب لجميع الصفات المطلوبة (Opena ١٩٩٠).

وعلى الرغم من تباين برامج التربية من موقع لآخر، واحتمال إجراء تحويرات فيها حسبما يستجد من تقنيات وفُرص للتحسين، فإن البرنامج يكون — بشكل عام — كما يلى (عن Plaisted وآخرين ١٩٩٤):

السنة	النشاط
١	عمل تلقيحات بين الآباء المنتخبة واستخلاص البذور من الثمار.
٢	زراعة البذور وشتلها فى أصص أو مباشرة فى الحقل. يمكن عند الحصاد الانتخاب لصفة لون الدرنة.
٣	زراعة درنات البادرات — مفردة — فى جورة إلى أربع جور لكل نسل بادرة. يُجرى الانتخاب لمظهر الدرنة. يُحتفظ بدرنة واحدة أو جميع درنات الجورة.
٤، و ٥	زراعة قطع تجريبية بكل منها ٤–٢٠ جورة فى السنة الرابعة، و ٤٠–١٦٠ جورة فى السنة الخامسة لأجل الانتخاب والإكثار. يُجرى الانتخاب لمظهر الدرنات، وبعض المقاومات للأمراض، والعيوب الداخلية للدرنات، وجودة التصنيع.
٦–٨	إجراء اختبارات المحصول فى قطع تجريبية صغيرة، مع زيادة عدد المكررات وعدد مواقع التقييم كل سنة، ومع استمرار الإكثار.
٩–١١	استمرار تجارب التقييم للمحصول بمكررات، مع الإكثار، والبدء فى التقييم على مستوى المُزارع، وإدخال الاختبارات الفيروسية والإكثار بمزارع الأنسجة.
١٢، و ١٣	استمرار تجارب التقييم للمحصول بمكررات والإكثار. بدء الاختبارات على مستوى المزارع باستخدام تقاوى الأساس، مع إجراء تجارب خاصة لتقييم الخصائص الإنتاجية.
١٤	تسمية الصنف

هذا.. وتختلف تفاصيل خطوات برنامج التربية من محطة بحثية لأخرى، ولكنها تتفق فى الإطار العام الذى سبق بيانه. وعلى سبيل المثال.. يعطى Howard (١٩٧٨) الأرقام المبينة فى جدول (٥–٢) عن أعداد النباتات أو السلالات المنتخبة سنويًّا فى برنامج التربية المتبع فى معهد تربية النبات بكمبردج Cambridge فى بريطانيا. وللتفاصيل الخاصة ببرامج تربية البطاطس المتبعة فى هولندا.. يراجع Sneep & Hendriksen (١٩٧٩).

جدول (٥-٢): أعداد النباتات أو السلالات المقيمة أو المنتخبة سنويًا — فى برامج تربية البطاطس فى معهد تربية النباتات بكامبردج- بريطانيا.

السنة	عدد البادرات أو السلالات الخضرية المقيمة	عدد السلالات المنتخبة
١	٢٥٠٠٠ بادرة	٨٠٠٠ بادرة يحتفظ — من كل منها — بدرنة واحدة
٢	٨٠٠٠ سلالة خضرية تمثَّل — كل منها — بنبات واحد	١٠٠٠ سلالة خضرية
٣	١٠٠٠ سلالة خضرية تمثَّل — كل منها — بأربعة نباتات	١٢٠ سلالة خضرية
٤	١٢٠ سلالة خضرية تمثَّل — كل منها — بعشرة نباتات	٤٠ سلالة خضرية
٥	٤٠ سلالة خضرية تمثَّل — كل منها — بثلاثين نباتا	٨ سلالة خضرية
٦	٨ سلالات خضرية تمثَّل — كل منها — بمائة نبات	٤ سلالات خضرية
٧	٤ سلالات خضرية تمثَّل — كل منها — بثلاثمائة وخمسين نباتا	٢ سلالة خضرية
٨	٢ سلالة خضرية تمثَّل — كل منها بستمائة نبات	سلالة خضرية واحدة
٩	سلالة خضرية واحدة تمثَّل بـ ١٤٠٠ نباتا	
١٠ و ١١	تجارب التقييم الموسعة	

وبالمقارنة.. يُعطى **Plaisted** وآخرون (١٩٩٤) الأعداد التالية للسلالات الخضرية التى تمثل فى كل جيل من أجيال التربية فى الولايات المتحدة وكندا:

السنة	العدد
١	> ٥٠٠٠٠٠ بذرة حقيقية
٢	٤٥٠٠٠ بادرة
٣	٤٠٠٠٠ جورة بادرات
٤	١٥٠٠ فى قطع تجريبية بدون مكررات
٥	١٥٠ فى قطع تجريبية أكبر بدون مكررات
٦-٨	٥٠ فى السنة السادسة إلى أقل من ١٠ فى السنة الثامنة فى تقييم بمكررات
٩-١١	٦ فى تجارب فى مواقع مختلفة فى السنة التاسعة إلى ١ فى السنة الحادية عشرة
١٢، و١٣	صفر أو ١ فى تجارب تقييم أولية عند المزارعين والإكثار التجارى للتقاوى
١٤	صفر أو ١ للإطلاق كصنف جديد

الانتخاب المتكرر

تُعد طريقة الانتخاب المتكرر أسهل وسيلة لتحسين المحصول فى صفة التأقلم على ظروف إنتاج معينة؛ الأمر الذى أمكن تحقيقه فى إنتاج سلالات من *S. phureja* أكثر تأقلمًا على ظروف الفترة الضوئية الطويلة فى المناطق الشمالية (عن Douches & Jastrzebski ١٩٩٣).

وتُستخدم طريقة الانتخاب المتكرر بكثرة فى تربية البطاطس لتحسين الصفات الكمية؛ لأن الطريقة مصممة لزيادة نسبة التراكيب الوراثية المتميزة فى عشائر التربية، بزيادة معدل تواجد الجينات المتميزة فيها؛ ومن ثم زيادة فرصة حدوث انعزالات وراثية فائقة.

والطريقة هى فى جوهرها إجراء الانتخاب جيلاً بعد جيل مع إجراء تزاوج بين النباتات المنتخبة بكل التوافقات الممكنة للتوصل إلى تراكيب وراثية أفضل. ويُجرى الانتخاب دوريًّا بعد كل مرة تُجرى فيها تلقيحات بين النباتات المنعزلة المنتخبة من التلقيحات السابقة. ويُراعى تجميع كميات متساوية من بذور كل تلقيح لبدء كل دورة جديدة من الانتخاب.

ويمكن أن يُجرى التقييم لأجل الانتخاب فى كل دورة إما على أساس الشكل المظهرى للصفات المرغوب فيها وإما على أساس اختبار النسل. تُعرف الطريقة الأولى باسم الانتخاب المتكرر على أساس الشكل المظهرى phenotypic recurrent selection، ويعتمد نجاحها على وضوح الصفات التى يُنتخب لها، وأن تكون درجة توريثها عالية.

ويمكن تقدير مدى جودة النباتات المنتخبة كآباء لها لدورة جديدة من الانتخاب بتقدير مدى جودة أنسالها عند تلقيحها مع سلالات خضرية ذات قاعدة وراثية عريضة لأجل الانتخاب للقدرة العامة على التآلف، أو عند تلقيحها مع سلالات خضرية ذات قاعدة وراثية ضيقة لأجل الانتخاب للقدرة الخاصة على التآلف.

تفيد تلك الاختبارات فى الحكم على مدى قدرة السلالات المنتخبة لإمرار صفاتها الجيدة لنسلها، وتساعد المربى فى الحكم الجيد عند اختبار السلالات الأبوية (Opena ١٩٩٠).

التهجين الرجعى

تُتبع طريقة التهجين الرجعى فى تحسين السلالات الخضرية أو الأصناف المتميزة التى تنقصها صفة أو صفات معينة تُنقل إليها من مصادر تحتوى تلك الصفات، ولكنها لا تكون مرغوب فيها أو ناجحة فى الزراعة. ومن الأمثلة الجيدة على ذلك نقل المقاومة للنيماتودا الذهبية *Globodera rostochiensis* من مجموعة Andigena إلى أصناف *S. tuberosum* الناجحة فى الزراعة. وكذلك نقل جينات R الرئيسية لمقاومة الندوة المتأخرة من النوع البرى سداسى التضاعف *S. demissum* إلى البطاطس الرباعية التضاعف.

وكما هو الحال مع المحاصيل الأخرى.. فإن طريقة التهجين الرجعى تكون سهلة وبسيطة إذا كانت الصفة المراد نقلها بسيطة وسائدة؛ حيث يحدث الإنعزال فى الجيل الأول للتهجين إذا كان الأب المعطى simplex (أى Aaaa) أو duplex (أى AAaa). وطبيعى أن يكون الأب الرجعى المستقبل للجين nullipex (أى aaaa) فى الجين. وتكون نسب النسل الهجين الذى يحمل الجين المرغوب فيه ٥٠٪، و ٨٣٪ لكل من الـ simplex والـ duplex المعطيين، على التوالى. وعليه يكون من الممكن إجراء التلقيح الرجعى إلى الأب الرجعى بفرض وجود طريقة جيدة للتقييم والتعرف على التراكيب الوراثية الحاملة للجين المرغوب وانتخابها.

وعندما يكون الأب المعطى triplex (أى AAAa) أو quadruplex (أى AAAA) فإنه لا يحدث أى انعزال مُشاهد فى الجيل الأول الهجين، ويمكن إجراء التلقيح الرجعى بصورة طبيعية. هذا.. إلاّ إنه أيًّا كان التركيب الوراثى للأب المعطى، فإن نسل

التلقيحات الرجعية بدءًا من التلقيح الرجعى الأول يظهر بها انعزالات فى الجين السائد المرغوب فيه؛ بما يعنى ضرورة إجراء الانتخاب فى جميع عشائر التهجينات الرجعية.

وتكون التربية بطريقة التهجين الرجعى أكثر تعقيدًا كثيرًا وأبطأ عندما يكون الجين المرغوب فيه من الأب المعطى متنحيًّا. فإذا ما كان الأب الرجعى لا يحمل أى آليل متنح — أى يكون AAAA — فإن الآليل السائد يحجب الآليل المتنحى المرغوب فيه فى كل جيل. ولذا.. يكون من الضرورى إما إجراء التلقيح الذاتى أو إجراء تلقيحات فيما بين النسل فى كل جيل ليمكن عزل انعزالات أصيلة فى الجين المتنحى لأجل انتخابها وإجراء التهجين الرجعى. وكبديل.. يمكن للمربى أن يستغنى عن اختبارات النسل ويستمر فى التهجين الرجعى مستعملاً عينة ممثلة لها فى كل تلقيح رجعى. ويفيد عند اتباع هذه الطريقة استخدام حبوب لقاح مجمعة من نباتات مختلفة فى التلقيحات. وعلى الرغم من بساطة وسرعة إجراء البرنامج بهذه الطريقة.. فإن الجين المعنى قد يفقد خلال مراحل التهجين الرجعى. وتزداد احتمالات حدوث تلك المشكلة إذا تباينت النباتات المنعزلة فى موعد إزهارها؛ مما لا يسمح بالاستعانة بتلك المتأخرة فى الإزهار فى التلقيحات الرجعية. وقد يُفيد إجراء اختبار النسل كل ٢–٣ تهجينات رجعية للتأكد من تواجد الجين المرغوب فيه.

أما إذا كان الأب الرجعى خليطًا فى الصفة المرغوبة التى يتحكم فيها جين متنحٍ، فإنه يكون من الأفضل إجراء التربية بطريقة انتخاب النسب، مع فرض وجود أب آخر خليط فى الصفة ليمكن التوصل إلى تراكيب وراثية متنحية أصيلة إما فى النسل الهجين مباشرة، وإما فى نسل التهجينات بين نباتات الجيل الأول. كذلك فإن التلقيح الذاتى للسلالات الخضرية الخليطة (خاصة إذا كانت تحمل جرعتين أو ثلاث جرعات من الآليل المتنحى) يمكن أن ينتج عنه نباتات متنحية أصيلة بصورة فورية. وبرغم أن التلقيح الذاتى يؤدى إلى حدوث ضعف فى قوة النمو فإنه يمكن استخدام النباتات المنعزلة — المنتخبة — مباشرة كآباء فى تلقيحات جديدة.

ونظرًا لأن البطاطس على درجة عالية من الخلط الوراثى فإنه يستحيل استعادة التركيب الوراثى لأى سلالة استُخدمت كأب رجعى. هذا.. إلاّ أن استمرار الانتخاب لصفات الأب الرجعى خلال البرنامج يمكن أن يُسرع من الحصول على غالبية التركيب الوراثى للأب الرجعى، حيث يُعد الانتخاب فى النسل معادلاً لتلقيح رجعى أو تلقيحين.

ويتراوح عدد التلقيحات الرجعية التى تلزم لتمام البرنامج بين ثلاثة وعشرة حسب الحالة. وبمجرد أن تظهر الصفات الرئيسية الهامة للأب الرجعى فى نسل التلقيح الرجعى يتم وقف التربية بالتلقيح الرجعى ويوجه البرنامج نحو طريقة انتخاب النسب لانتخاب أفضل السلالات. وطبيعى أن عدد التهجينات الرجعية التى تلزم للوصول إلى تلك المرحلة يتوقف على طبيعة الأب المعطى؛ حيث يتطلب استخدام الأنواع البرية كآباء معطية وقتًا أطول. عما لو استخدم صنف من مجموعة Andigena.

وعندما نصل إلى نسل آخر تلقيح رجعى فإنه يتعين اختبار نسل النباتات المنتخبة منه. أما إن كانت الصفة سائدة فإنه يمكن إجراء الانتخاب مباشرة ولا يكون من الضرورى إجراء تلقيح ذاتى (Opena ١٩٩٠).

الاستفادة من الطرز الثنائية التضاعف فى تربية البطاطس

اقتُرح فى عام ١٩٦٣ ما يعرف باسم الـ analytic breeding كاستراتيجية لتربية البطاطس، وفيها تستخدم الطرز الثنائية التضاعف فى إنتاج أصناف جديدة من البطاطس الرباعية من خلال الخطوات التالية:

١– إنتاج طرز ثنائية من البطاطس الرباعية.

٢– إكثار الطرز الثنائية خضريًّا ليمكن تقييمها للمحصول، وصفات الجودة، ومقاومة مختلف الأمراض.

٣– دراسة القدرة على التآلف بين السلالات.

٤- دمج بروتوبلازم السلالات المتفوقة فى صفاتها البستانية، على أن يكون الدمج بين السلالات التى تُظهر قدرة عالية على التآلف.

يمكن إجراء الخطوتين الأولى والثانية بسهولة. أما الخطوة الثالثة فأصعب ما فيها أن معظم الطرز الثنائية تكون عقيمة. أما الخطوة الرابعة.. فهى ممكنة، ولكنها ليست ميسرة كإجراء روتينى.

أولاً: إنتاج الطرز الثنائية التضاعف وإكثارها وتقييمها

يُحصل على الـ dihaploids بالتوالد البكرى للنباتات الرباعية، وفيها ٢ ن = ٢ س = ٢٤. وقد عُرفت الـ dihaploids منذ ثلاثينيات القرن الماضى، ولكنها لم تحظ بالاهتمام إلاّ بعد أن عُرف أن استخدام بعض الملقحات الثنائية التضاعف من *S. phureja* لسلالات رباعية التضاعف من Tuberosum، و Andigena يمكن أن يزيد نسبة النباتات الـ dihaploids. وقد تلى ذلك إحداث زيادة أكبر فى معدل ظهور الـ dihaploids بطرق أخرى، منها انتخاب الملقحات المناسبة من سلالات *S. phureja*، وكذلك الاختيار المناسب للأمهات الملقَّحة.

وأصبح من الممكن بسهولة إنتاج نباتات أحادية (١ ن = ٢ س = ٢٤) من البطاطس الرباعية (٤ س) عن طريق الـ pseudogamy، نتيجة للتعرف على ملقحات أحادية ممتازة (مثل السلالات 1.22 ، و IVP 35، و IVP 48 من *S. phureja*)، ولذا.. فإنه يتوفر حاليًا عددًا كبيرًا من النباتات الأحادية.

يمكن — كذلك — إنتاج النباتات الأحادية عن طريق مزارع المتوك أو حبوب اللقاح، إلاّ أن الطريقة تتطلب جهدًا كبيرًا، وتُعد أكثر تكلفة عن الـ pseudogamy. يمكن بتلك التقنيات خفض مستوى التضاعف إلى ١ ن = ١ س = ١٢، إلا أن احتمال نجاح ذلك ضعيف جدًّا.

وللتمييز بين نوعى النباتات الأحادية فإن الأول يمكن تسميته dihaploid والأخير monohaploid.

وتُظهر معظم النباتات الأحادية من البطاطس الرباعية ضعفًا شديدًا فى قوة النمو، إلاّ أن قوة النمو يمكن أن تختلف كثيرًا بين العائلات. ويرجع النقص فى قوة النمو إلى التربية الداخلية؛ ذلك لأن النباتات الأحادية لها نفس معامل التربية الداخلية الذى تحدثه ثلاثة أجيال من التلقيح الذاتى (عن Douches & Jastrzebski ١٩٩٣).

وعند تلقيح نباتات رباعية التضاعف (٤ س = ٤٨) بحبوب لقاح *S. phureja* الثنائية التضاعف (٢ ن = ٢ س = ٢٤)، فإنه يكون من المتوقع إنتاج نسل ثلاثى التضاعف (٣ ن = ٣٦). هذا.. إلاّ أن النتائج أظهرت أن نسبة تلك النباتات الثلاثية التضاعف تكون منخفضة، ويكون غالبية النسل رباعى التضاعف (ينشأ من تخصيب البويضات الـ ٢ ن للنباتات الرباعية التضاعف بحبوب لقاح ٢ ن غير مختزلة العدد الكروموسومى من النوع *S. phureja* المستخدم كأب). ولقد ظهر أن النسل الثنائى التضاعف diploid (وهو فى الواقع dihaploid، لأنه أحادى للرباعى التضاعف) .. ظهر أن هذا النسل أصله من النبات الأم حيث تكون من بيضات غير مخصبة نمت بكريًّا. وأظهرت دراسات تالية لذلك أن الأجنة الـ dihaploids (٢٤ كروموسوم) تُصاحب بانتظام الإندوسبرم السداسى التضاعف hexaploid (٧٢ كروموسوم) بدلاً عن الإندوسبرم المتوقع الخماسى التضاعف pentaploid (٦٠ كروموسوم). ولقد اقتُرِح أن الأب الملقِّح المتميز هو الذى يُنتج اثنتان من الجاميطات الذكرية التى يحتوى كل منها على ١٢ كروموسوم؛ لتؤدى إلى إنتاج إندوسبرم سداسى التضاعف (٤٨ + ١٢+ ١٢ = ٧٢ كروموسوم). وأثناء حدوث ذلك لا تتوفر جاميطات ذكرية لتخصيب البويضة (٢٤ كروموسوم)، ويؤدى النمو البكرى لتلك البيضات غير المخصبة إلى إنتاج النباتات الـ dihaploids.

تكون الـ dihaploids ضعيفة بوجه عام، وذلك أمر متوقع باعتبار أن تكوين الـ dihaploids من الـ tetraploids يكافئ ثلاثة أجيال من التربية الداخلية للـ tetraploids، علمًا بأن التربية الداخلية للبطاطس — وهى نبات خلطى التلقيح — يصاحبها نقص فى قوة النمو.

وتكون معظم الـ dihaploids عقيمة ذكريًّا وغالبيتها خصبة أنثويًّا قليلاً، كما تُنتج أزهارًا بصعوبة. ففى إحدى الدراسات، وجد أن من بين ٦٠ نبات dihapolid.. أزهر ٥٣ نباتًا منها، وكان من النباتات المزهرة ٣٠ خصبًا أنثويًا، و ٥ فقط خصبًا ذكريًّا. ويتم التغلب على مشكلة عُقم غالبية الـ dihaploids ذكريًّا بإجراء تلقيحات لها مع بعضها البعض أو مع أنواع أخرى diploids؛ فذلك يُحسِّن — ليس فقط من خصوبة حبوب اللقاح — ولكن كذلك من قوة نمو وإنتاجية النسل.

يُفيد استخدام الـ dihapolids فى تسهيل الدراسات الوراثية وبرامج التربية ذاتها حتى الوصول إلى السلالات الخضرية المتميزة، وهى التى يمكن مضاعفتها لتصبح tetraploids، وإن كانت الحاجة إلى المضاعفة أمر يحسم جدواه فى الإنتاج التجارى (Opena ١٩٩٠).

ولقد أمكن إنتاج عديد من سلالات البطاطس الثنائية التضاعف الجيدة الخصبة. إلا أنه يجب عدم التفكير فى استخدام مثل هذه السلالات الثنائية كأصناف تجارية مستقبلاً؛ لأن تعدد الآليلات فى الموقع الجينى الواحد — الأمر الذى يحدث فى الطرز الرباعية التضاعف — يلعب دورًا هامًّا فى نجاح زراعة البطاطس؛ لذا.. فإن الطرز الثنائية يجب أن تبقى — دائمًا — كمرحلة وسطية فى تربية البطاطس.

تنتج سلالات *S. tuberosum* الثنائية (٢ ن = ٢ س = ٢٤) بأعداد كبيرة بطريقة اكتشفت فى عام ١٩٥٧ بواسطة كل من Hougas & Peloquin (عن Howard ١٩٧٨)، وفيها تُلقح البطاطس بسلالات معينة من النوع الثنائى التضاعف *S. phureja*؛ حيث يبدو أنه فى عديد من البويضات — يشارك الملقح بجاميطتين — بكل منهما ١٢ كروموسومًا — فى إنتاج نواة الإندوسبرم؛ وبذا.. لا تتبقى أية جاميطات لإخصاب البويضة؛ مما يجعلها تنمو بكريًّا لتكون أجنة، تحتوى كل منها على ٢٤ كروموسومًا (أى تكون ٢ ن = ٢ س = ٢٤)، ويطلق عليها اسم dihaploid؛ لأنها تعد أحادية بالنسبة للنباتات التى تنشأ منها، ولكنها — فى الوقت ذاته — ثنائية

التضاعف. وتكون نسبة صغيرة من هذه النباتات ذات حبوب لقاح خصبة، بينما تكون أعداد كبيرة منها خصبة أنثويًّا، ويكون بكل النسل الناتج من تلقيح هذه النباتات معًا العدد الثنائى التضاعف من الكروموسومات (٢ ن = ٢٤).

تكون معظم النباتات التى تنتج بهذه الطريقة ضعيفة النمو، ولكنها تنتج نسلاً قوى النمو إذا ما لقحت معًا، أو مع أنواع أخرى ثنائية التضاعف. وترجع طبيعة النمو الضعيف فى هذه النباتات إلى تأثرها بالتربية الداخلية؛ لأن خطوة إنتاج النبات الـ dihaploid تعادل نحو ثلاثة أجيال من التربية الداخلية.

يحتاج الأمر — لكى يمكن الاستفادة من هذه النباتات الـ dihaploids — أن ينتخب المربى أفضلها — من حيث الخصوبة — جنبًا إلى جنب مع الانتخاب للصفات الزراعية والاقتصادية الهامة. وبرغم أن الحصول على نباتات dihapolid تحتوى على كل الجينات المرغوبة — التى توجد فى النباتات الرباعية التى تنشأ منها — يعد أمرًا بعيد الاحتمال .. إلا أن هذه النباتات تعطى — عند تلقيحها معًا — نسبة عالية من النباتات التى تحتوى على الجينات المرغوبة، مقارنة بما يحدث عند تلقيح نباتات رباعية التضاعف معًا.

وتتميز الطرز الثنائية بما يلى:

١- يمكن تهجينها بسهولة مع معظم الأنواع البرية الثنائية التضاعف، التى تعد مصادر هامة لعديد من الصفات الهامة؛ مثل مقاومة الأمراض، والتأقلم على الظروف البيئية القاسية.

٢- لا يلزم — عند تهجينها مع الأنواع البرية — سوى عدد قليل — نسبيًّا — من التلقيحات الرجعية؛ للتخلص من الصفات البرية غير المرغوبة.

٣- يمكن الاستفادة منها فى دراسة وراثة الصفات الهامة.

٤- يمكن بواسطتها جمع التراكيب الوراثية المرغوب فيها — معًا — بكفاءة أكبر؛ إذ لا يطلب الأمر معها عشائر كبيرة الحجم لظهور التراكيب الوراثية المنعزلة المرغوب فيها كما فى حالة الطرز الرباعية.

٥- يمكن عن طريق السلالات الثنائية — المتحصل عليها من الأصناف الرباعية — التعرف على كل من الجينات المرغوب فيها وغير المرغوب فيها التى توجد فى هذه الأصناف، والتى لا يمكن تمييزها وهى فى الحالة الرباعية؛ وبذا.. يمكن التخلص من الجينات غير المرغوب فيها.

ثانياً: العودة إلى الحالة الرباعية

بعد التعرف على السلالات الثنائية المرغوب فيها.. فإن الخطوة التالية تكون رفع مستوى التضاعف بها إلى الحالة الرباعية، ولكن دون أن يؤثر ذلك فى تركيبها الوراثى المتوازن. لكن المعاملة بالكولشيسين لا تفيد فى تحقيق هذه الخطوة؛ نظرًا لأن النباتات المتضاعفة الناتجة لا يتوفر بها — فى أحسن الحالات — أكثر من آليلين لأى جين؛ ولذا.. فإن الحل الأمثل يكون عن طريق دمج بروتوبلازم الخلايا الخضرية للسلالات المتفوقة المتآلفة معًا. وتؤدى هذه الخطوة إلى إنتاج سلالات رباعية تحتوى على جميع كروموسومات وسيتوبلازم السلالتين المندمجتين. ومن مزايا دمج البروتوبلازم أنه يمكن أن يجرى باستعمال نباتات صغيرة؛ الأمر الذى يوفر بعض الوقت، كما لا يتطلب إزهار النباتات؛ مما يمكن معه الاستفادة من السلالات العقيمة. ولكن يعيب هذه الطريقة احتياجها لتجهيزات معملية ولخبرات خاصة.

هذا.. ويمكن — كحل بديل — الاستفادة من الجاميطات التى تظهر طبيعيًّا، وتحتوى على العدد غير المختزل من الكروموسومات، والتى تُنتجها — أحيانًا — بعض أنواع الجنس *Solanum* الثنائية التضاعف. تُنتج هذه الأنواع الجاميطات الثنائية غير المختزلة بنسبة بسيطة إلى جانب الجاميطات الأحادية الطبيعية. ويمكن انتخاب الجاميطات الثنائية بسهولة؛ بتلقيح نباتات رباعية عادية بنباتات ثنائية؛ حيث يكون

معظم النسل رباعيًّا؛ لأن معظم الأجنة الثلاثية تموت لعدم اكتمال الإندوسبرم بها (Sneep & Hendriksen ١٩٧٩). ولمزيد من التفاصيل عن طرق إنتاج الطرز الثنائية واستخداماتها.. يراجع Howard (١٩٦٩).

إنتاج الـ monohaploids

أثار نجاح الحصول على الـ dihapolids من الـ tetrapolids المزروعة الانتباه إلى محاولة تخفيض التضاعف إلى مستوى الـ monopolid (أى الـ monohaploid). يحمل ذلك احتمالات حدوث تقدمات ثورية فى تربية وإنتاج البطاطس، حيث يمكن الحصول على نباتات أصيلة وراثيًّا بنسبة ١٠٠٪، كما يمهد الطريق لإنتاج الهجن التجارية من البذور الحقيقية.

وقد أمكن إنتاج الـ monohapolids بنفس الطريقة التى اتبعت فى إنتاج الـ dihapolids، وذلك بالتلقيح مع *S. phureja* الثنائى التضاعف. وعلى الرغم من أن جميع الـ monohapolids المتحصل عليها لم تُظهر أى خصوبة ذكريًّا أو أنثويًّا، إلاّ أن مضاعفة أعداد كروموسوماتها بالكولشيسين أدى إلى إنتاج نباتات diploids أصيلة وراثيًّا — وقادرة على إنتاج حبوب لقاح قليلة الخصوبة وبيضات جيدة الخصوبة. وجدير بالذكر أنه أمكن إنتاج monohapolids — ولو بنسبة ضئيلة — من مزارع المتوك التى نتج عنها — كذلك — dihaploids، و polyploids.

هذا.. ويمكن مضاعفة عدد كروموسومات الـ monohaploids بطرق منها — إضافة إلى المعاملة بالكولشيسين — اللجوء إلى الجاميطات غير المختزلة العدد الكروموسومى الكثيرة الحدوث فى البطاطس، واللجوء إلى تقنية دمج البروتوبلاست (Opena ١٩٩٠).

إجراءات إسراع برامج التربية وزيادة كفاءتها

يمكن إسراع برامج التربية وزيادة كفاءة الانتخاب بالوسائل التالية:

١– معاملة الدرنات بالغمس فى محلول حامض الجبريلليك للتغلب على السكون:

أمكن دفع الدرنات حديثة الحصاد على الإنبات والتغلب على حالة السكون فيها

بعد خمسة أيام من تجريحها وغمسها فى محلول حامض الجبرلليك بتركيز ١٠ أو ١٠٠ جزء فى المليون؛ وبذلك يمكن إسراع برامج التربية. وبالمقارنة فإن غمس الدرنات فى محلول جبريللين بتركيز ١٠٠٠ جزء فى المليون حفَّز تكوين نمو خضرى غزير مع حدوث نقص فى المحصول (Jansky& Hamernik ٢٠١٥).

٢- الاستعانة بالواسمات الجزيئية فى الانتخاب:

يمكن الاستعانة بالانتخاب المُساعَد بالواسمات marker-assisted selection (اختصارًا: MAS) فى التعرف على الجينات الرئيسية وعلى جينات الصفات الكمية ذات التأثيرات الكبيرة. ويوجد عديد من الصفات الهامة التى يتحكم فيها عدد كبير من الجينات ذات التأثير المحدود لكل منها، والتى لا يفيد الـ MAS فى تتبعها. ولكن أمكن مؤخرًا تطوير estimated breeding values (اختصارًا: EBVs) للاستعانة بها فى دراسة تلك الصفات المعقدة؛ وبذا يمكن بالاستعانة بكل من الـ MAS والـ EBVs التعرف على الجيرمبلازم المتميز وتقصير دورة التربية (Slater وآخرون ٢٠١٤).

إنتاج الهجن التى تكثر جنسيًّا بالبذور

الأهمية

يذكر Sneep & Hendriksen (١٩٧٩) أنه إذا أمكن إنتاج هجن تجارية — تتكاثر بالبذور، وتكون متجانسة، وتتساوى مع الأصناف التجارية أو تتفوق عليها فى المحصول، وصفات الجودة، والمقاومة للأمراض، وغيرها من الصفات البستانية الهامة — فإن ذلك يكون بمثابة فتح جديد فى مجال تربية البطاطس؛ ذلك لأن استعمال البذور الحقيقية فى التكاثر يحقق المزايا التالية:

١- لا ينتقل عن طريق البذور سوى عدد قليل جدًا من عشرات الأمراض الفيروسية التى تصيب البطاطس، والتى تنتقل عن طريق الدرنات.

٢- لا ينتقل مع البذور أى من مسببات الأمراض الفطرية، والبكتيرية، والنيماتودا التى تعيش فى التربة.

٣- يمكن نقل وتخزين البذور بسهولة تامة مقارنة بالدرنات.

٤- يمكن — عند الإكثار بالبذور — توفير الدرنات التى تستعمل — حاليًّا — كتقاوٍ لأغراض الاستهلاك.

ويبين جدول (٥-٣) مقارنة بين الإنتاج التجارى بالبذور الحقيقية والإنتاج بالدرنات.

جدول (٥-٣): مقارنة بين الإنتاج التجارى بالبذور الحقيقية والإنتاج بالدرنات (عن Golmizaie وآخرين ١٩٩٤).

وجه المقارنة	البذور الحقيقية	الدرنات
كمية التقاوى / هكتار (للفدان)	٥٠-٢٥٠ جم (٢١-١٠٥جم)	١٠٠٠-٢٠٠٠ كجم (٤٢٠-٨٤٠كجم)
الإصابة بالأمراض والآفات	تخلو من جميع المسببات المرضية (من فطريات وبكتيريا وفيروسات) ومن الآفات (من نيماتودا وحشرات)، وذلك باستثناء فيرس T البطاطس وفيرويد الدرنة المغزلية	قد تحمل أى من المسببات المرضية أو الآفات
الاحتياج من العمالة أثناء الإنتاج	عالٍ خاصة فى المراحل المبكرة من النمو	منخفضة ومميكنة
النمو المبكر	أكثر تضررًا من منافسة الحشائش والآفات والأمراض وظروف الشدِّ البيئى، ويلزم الرى	أقل تضررًا من ظروف الشدِّ
موعد اكتمال النمو	متأخر ومتباين (يتأخر بنحو ١٥-٢٠ يومًا عن الزراعة بالدرنات)	مبكر ومتجانس
تجانس الدرنات	منخفض وأقل صلاحية لبعض أغراض التصنيع مثل الشبس والبطاطس المحمرة	عالٍ، ويناسب أغراض التصنيع
تكلفة الإنتاج	منخفضة لانعدام تكلفة درنات التقاوى ونقلها	عالية بسبب ثمن التقاوى وتكلفة نقلها
التوافق مع النظام الزراعى	أسهل توافقًا لأن موعد الزراعة لا يعتمد على عمر الدنات	أصعب توافقًا

تطوير سلالات أبوية للأصناف التى تتكاثر بالبذور

من الأمور التى يجب أن تؤخذ فى الحسبان عند تطوير سلالات أبوية للأصناف التى تُكثر بالبذور، كما يلى:

١– انتخاب سلالات خضرية من مصادر مختلفة.

٢– تقييم السلالات الخضرية المختارة للصفات البستانية، مثل: طراز النمو الخضرى، والتبكير، ولون الدرنات وشكلها وحجمها.

٣– تقييم السلالات الخضرية المنتخبة للصفات الهامة ذات الصلة بالبذور الحقيقية، وهى: موعد بدء الإزهار، وكثافة الإزهار، ومدة الإزهار، وعدد الأزهار بالنورة، وطول قلم الزهرة، وطراز المتوك، ومدى جذب الزهرة للحشرات، وإنتاج حبوب اللقاح، وعقد الثمار، وعقد البذور، ووزن البذرة.

٤– تقييم السلالات الخضرية لمقاومة الأمراض والحشرات.

٥– تلقيح السلالات معًا بنظم مختلفة للتزاوج.

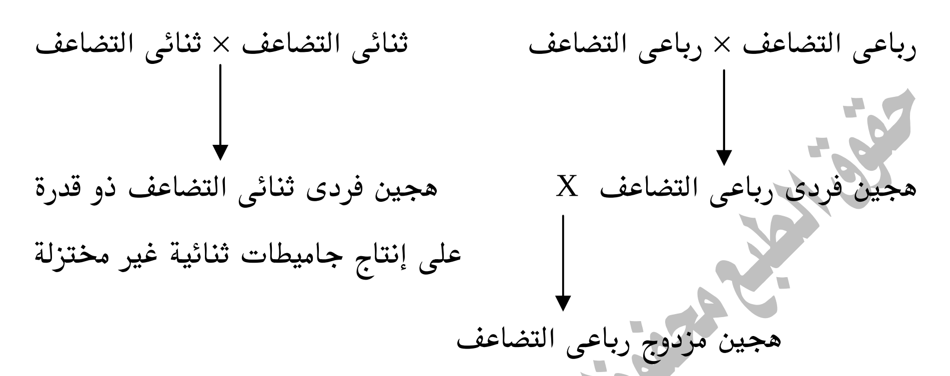
٦– تقييم النسل الجنس (البذرى) لمختلف السلالات الخضرية فيما يتعلق بإنبات البذور، وقوة النمو النباتى، والشكل والتجانس، والتبكير، وانعزالات الصفات، ولون الدرنات وشكلها وتجانسها، والمقاومة للأمراض والآفات (عن Golmizaie وآخرين ١٩٩٤).

الطريقة

اقترح Sneep & Hendriksen (١٩٧٩) الطريقة التالية لإنتاج هجن البطاطس التجارية:

يُستخدم فى إنتاج الهجن طرز رباعية وأخرى ثنائية. يشترط أن تكون الطرز الرباعية لسلالات أو أصناف تُعرف بقدرتها على إنتاج نسل متجانس — بدرجة مقبولة — عند إكثارها بالبذور. ويفضل أن تكون الطرز الثنائية أصيلة، وأن تكون الجاميطات

الثنائية غير المختزلة — التى نشأت منها هذه الهجن — قد تكونت أثناء الانقسام الاختزالى الأول، وليس أثناء الانقسام الاختزالى الثانى. وتستخدم هذه الطرز فى إنتاج الهجن التجارية كما يلى:



وقد يمكن استخدام صنف تجارى جيد (رباعى التضاعف) بدلاً من الهجين الفردى الرباعى التضاعف؛ حيث يكون الهجين الناتج — فى هذه الحالة — هجينًا ثلاثيًّا (three way cross) رباعى التضاعف. كما قد يمكن إنتاج البذرة الهجين بالاستعانة بظاهرة العقم السيتوبلازمى التى تتوفر فى النوع *S. verrucosum*. تؤخذ البذرة الهجين — فى هذه الحالة من الأم الثنائية التضاعف العقيمة ذكريًّا، بينما يستخدم الأب الرباعى التضاعف كمصدر لحبوب اللقاح.

وقد قدَّم Opena (١٩٩٠) مناقشة جيدة عن آفاق ومزايا وعيوب وتبعات استخدام البذور الحقيقية فى الإنتاج التجارى للبطاطس، مع بيان الأساس الوراثى لكل ذلك.

ظاهرتا العقم الذكرى وعدم التوافق والاستفادة منهما فى إنتاج الهجن التجارية

تنحصر أوجه الاستفادة من ظاهرتى العقم الذكرى وعدم التوافق فى إنتاج بذور الهجن التجارية، وهو أمر لم يكن له أية أهمية بالنسبة للبطاطس إلى الوقت الحاضر. هذا .. إلا ان التوسع المتوقع — مستقبلاً — فى استخدام البذور الحقيقية فى إنتاج البطاطس يمكن أن يقود إلى إنتاج أصناف هجين تكثر بتلك الطريقة، ويمكن — حينئذ

— الاستفادة من هاتين الظاهرتين فى إنتاج الهجن. كذلك تفيد دراسة الظاهرتين فى تجنب المشاكل التى قد تنشأ من أى منهما عند إجراء التلقيحات بين الأصناف، أو الهجن النوعية لأغراض التربية.

تنتشر ظاهرة العقم الذكرى فى عدد كبير من أصناف البطاطس؛ وترجع هذه الظاهرة إلى عامل وراثى واحد سائد فى بعض الأصناف، وإلى عوامل متنحية فى أصناف أخرى، وإلى عوامل وراثية وسيتوبلازمية فى مجموعة ثالثة من الأصناف.

كذلك تنتشر ظاهرة عدم التوافق — من النوع الجاميطى — فى عدد كبير من الأنواع الثنائية التضاعف من الجنس *Solanum* وتشمل أنواعًا مزروعة وأخرى برية. وبرغم احتواء البطاطس المزروعة (الرباعية) *S. tuberosum* على عوامل عدم التوافق.. إلا أنها متوافقة ذاتيًّا. وربما يرجع ذلك إلى التفاعل التنافسى Competitve Reaction بين عوامل عدم التوافق فى الطرز المتضاعفة؛ فنجد أن حبة اللقاح ذات التركيب الوراثى S_1S_2 يمكنها الإنبات على أى ميسم؛ بما فى ذلك المياسم التى تحمل الآليلين S_1، و S_2 مثل $S_1S_1S_2S_2$. أما حبوب اللقاح ذات التركيب الوراثى S_1S_1، أو S_2S_2 .. فإنها لا تستطيع الإنبات على المياسم ذات التركيب الوراثى $S_1S_1S_2S_2$ (Howard ١٩٦٩). وبالرغم من ذلك.. فإن البطاطس المزروعة تتشابه مع الأنواع الثنائية فى كونهما خلطيا التلقيح فى الطبيعة، وأنهما يتعرضان للتدهور فى قوة النمو إذا ما أُخضعتا للتربية الداخلية.

انتخاب الطفرات الطبيعية

يعمل المربى على انتخاب الطفرات الجسمية somatic mutations المتميزة التى تظهر طبيعيًّا والتى تسمى bud sports. لا يُجرى ذلك بصورة روتينية، وإنما يكون بالانتباه إلى التغيرات التى قد تظهر فجأة ويكون مرغوبًا فيها، وتلك طريقة سهلة وسريعة لتحسين أصناف البطاطس. ولقد حدث ذلك عندما ظهرت طفرة خشنة russeted فى صنف ذات جلد أبيض ناعم، حيث أصبحت الصنف Russet Burbank

الذى يعتبر أكثر الأصناف انتشارًا فى الزراعة فى الولايات المتحدة وكندا، ومثلما حدث فى طفرة ذات جلد أحمر داكن فى أصناف ذات جلد درنات أقل احمرارًا (مثل Red La Soda من La Soda، و Red Pontiac من Pontiac، و Red Royal Craig من الصنف Craig Royal) (عن Opena ١٩٩٠، و Plaisted وآخرين ١٩٩٤).

الانتخاب فى تباينات مزارع الأنسجة والخلايا

يكثر ظهور التباينات الوراثية فى مزارع الأنسجة والخلايا، وهى التى يمكن انتخابها وإكثارها. فمثلاً.. أظهرت العشائر المكثرة خضريًّا من بروتوبلاستات خلايا مفردة من أوراق الصنف Russet Burbank قدرًا كبيرًا من التباينات فى عديد من الصفات البستانية وصفات المقاومة للأمراض. فلقد وُجد على مدى ثلاثة أجيال من التكاثر بالدرنات وجود تغيرات ثابتة فى صفتا شكل الدرنة، والمحصول وموعد اكتمال النمو للحصاد، والاحتياجات من الفترة الضوئية، ومورفولوجيا النبات، وتحسن فى المقاومة لكلٍ من الندوة المبكرة والندوة المتأخرة (Opena ١٩٩٠).

مصادر إضافية فى موضوع الفصل الخامس

Stevenson & Clark (١٩٧٣): بخصوص الجهود المبكرة فى تربية البطاطس.

Howard (١٩٦٩، و ١٩٧٨): بخصوص طرق وجهود التربية.

Jells & Richardson (١٩٨٧): بخصوص طرق وجهود التربية.

Razdan & Mattoo (٢٠٠٥): شامل ومتقدم لمختلف أغراض التربية.

Pavek & Corsini (٢٠٠١): بخصوص برامج لتربية البطاطس أُجريت فى مختلف أرجاء العالم لأجل الاستفادة من الجيرمبلازم البرى فى إنتاج أصناف محسنة.

Bradshaw & Ramsay (٢٠٠٥): بخصوص تاريخ الاستفادة من الجيرمبلازم فى التربية وتحسين مختلف الصفات؛ إضافة إلى وراثة صفات المقاومة للأمراض والوراثة الجزيئية والتحويل الوراثى.

Opena (١٩٩٠): تربية البطاطس فى المناطق الاستوائية.

Tarn وآخرون (١٩٩٢): تربية البطاطس فى المناطق الباردة.

Douches & Jastrzebski (١٩٩٣): بخصوص تربية البطاطس: شامل.

Golmirzaie وآخرون (١٩٩٤): بخصوص التربية لإنتاج أصناف تصلح للزراعة بالبذور الحقيقية.

الفصل السادس

التقنيات الحيوية (البيوتكنولوجى)

تتعدد أوجه التقنيات الحيوية التى تُستخدم فى البطاطس لأجل تربيتها وتحسينها، والوصول للأهداف المرجوة بأسرع الطرق الممكنة. ومن تلك الأوجه مزارع الأنسجة بمختلف صورها، ودمج البروتوبلاست، والواسمات الوراثية وجينوم البطاطس، والتحويل الوراثى. ونستعرض فى هذا الفصل بيان عام لتلك التقنيات، أما استخداماتها فى مختلف أوجه التربية فنبينها تحت مختلف أوجه التربية.

مزارع الأنسجة واستخداماتها فى مجال تربية البطاطس

يُستفاد من مزارع الأنسجة فى حفظ الجيرمبلازم خاليًا من الإصابات المرضية بتكلفة تقل كثيرًا عن تكلفة إدامة السلالات الخضرية بالزراعة سنويًّا مع كل احتمالات إصابتها بالأمراض. وبالاعتماد على مزارع الأنسجة يمكن التغلب على مشاكل عدم تكوين الدرنات فى المناطق ذات النهار الأطول من أن يسمح بتكوين الدرنات. وتُسهِّل مزارع الأنسجة كثيرًا من نقل وتبادل الجيرمبلازم وإجراءات الحجر الزراعى.

وقد وُجدت تباينات وراثية فى الاستجابة لظروف مزارع الأنسجة والبيئات المستخدمة فيها.

يمكن أن يحدث التوالد regeneration من مختلف الأجزاء النباتية المزروعة explants فى مزارع الأنسجة، بما فى ذلك الجذور وحبوب اللقاح. وتتباين خاصية التوالد كثيرًا بين الأصناف. كما ذُكر أن التوالد يكون أسرع وأكفأ من قِطع سيقان *S. phureja* الأحادية التضاعف عن الرباعية. وقد أمكن الحصول على أجنة جسمية من مزارع أجنة غير مكتملة النمو للصنف ديزريه، كما أمكن الحصول على أجنة جاميطية من مزارع المتوك. ولو أمكن تغليف الأجنة الجسمية للأصناف التجارية للبطاطس بكفاءة لأصبح إكثارها بالبذور المزرعية clonal seed أمرًا ممكنًا (عن Tarn وآخرين ١٩٩٢).

تعد البطاطس من أكثر المحاصيل الزراعية التى طبقت عليها مختلف تقنيات مزارع الأنسجة فى مجالات الإنتاج والتربية، وحفظ وتداول الجيرمبلازم.

ونقدم – فيما يلى – عرضًا سريعًا لأنواع مزارع الأنسجة التى ينتشر استعمالها فى البطاطس ومجالات الاستفادة منها:

مزارع القمة الميرستيمية Meristem Culture

تعد مزارع القمة الميرستيمية هى الطريقة الوحيدة المستخدمة لتخليص أصناف وسلالات البطاطس من الفيروسات – بصورة مؤكدة – دون أن يترتب على ذلك حدوث أية تغيرات وراثية. وتنتشر تلك الطريقة – حاليًّا – على نطاق واسع لهذا الغرض؛ بسبب كثرة الفيروسات التى تصيب البطاطس جهازيًّا. كذلك تعد القمم الميرستيمية المزروعة هى الجزء النباتى المفضل لحفظ الجيرمبلازم فى درجات الحرارة الشديدة الانخفاض؛ كالحفظ فى النيتروجين السائل على حرارة – ١٩٦ °م.

مزارع القمة الخضرية Shoot Tip Culture

تستخدم مزارع القمة الخضرية – حاليًّا – على نطاق واسع؛ كوسيلة سريعة لإكثار السلالات الخضرية الخالية من الفيرس تحت ظروف تسمح باستمرار خلوها منه. كما يمكن بالمعاملة بالمركبات الكيميائية المضادة للفيروسات – مثل رايبافيرين ribavirin – إنتاج نباتات خالية من الفيرس من مزارع القمة الخضرية، علمًا بأن تقنياتها أسهل كثيرًا من تقنيات مزارع القمة الميرستيمية.

مزارع العقل الساقية Nodal Segment Cuttings

تستخدم مزارع العقل الساقية – مع القمة الخضرية – فى الإكثار السريع للأصناف والسلالات الخضرية الخالية من الفيروسات.. علمًا بأن النباتات المكثرة بأى من الطريقتين لا تحدث بها أية تغيرات وراثية، مقارنة – مثلاً – بالنباتات التى تنتج من مزارع الكالس. ولمزيد من التفاصيل عن هذا الموضوع.. يراجع Wooster & Dixon (١٩٨٧).

مزارع الكالس Callus Culture

تستخدم مزارع الكالس للحصول على اختلافات وراثية تظهر كطفرات فى مزارع الكالس. وترجع أهمية ذلك إلى أن النباتات التى تظهر بها هذه الطفرات تنشأ — غالبًا — من خلية واحدة؛ وبذا.. فإن الطفرة تظهر فى جميع أنسجة النبات، بعكس حالات الكايميرا Chimera التى تشمل جزءًا محدودًا من أنسجة النبات، والتى تنشأ من طفرات تحدث فى إحدى خلايا النسيج أثناء نموه.

مزارع المتوك Anther Cltture

تنجح مزارع المتوك بشكل طبيعى مع البطاطس، ويمكن — عن طريقها — خفض مستوى التضاعف فى الأصناف المزروعة من المستوى الرباعى autotetraploidy (٢ ن = ٤ س = ٤٨) إلى المستوى الثانى dihaploidy (٢ ن = ٢ س = ٢٤)، ثم إلى المستوى الأحادى monohaploidy (٢ ن = س = ١٢). فإذا تحقق ذلك.. أمكن إنتاج سلالات أصيلة بمضاعفة الكروموسومات. كما يمكن — عن طريق الانتخاب — إنتاج أصناف صادقة التربية تُكثر بذريًّا، وسلالات تصلح لإنتاج هجن بذرية تتميز بقوة الهجين. ويسمح ذلك كله بتحويل البطاطس من محصول يكثر بالدرنات إلى محصول يكثر بالبذور، وبذا.. يمكن التخلص من أكبر مشكلة تواجه زراعة البطاطس فى المناطق الاستوائية وشبه الاستوائية، ألا وهى صعوبة إنتاج تقاوٍ محلية تكون خالية من الفيروسات فى الوقت الذى ترتفع فيه أسعار التقاوى المستوردة.

وفضلاً عما تقدم بيانه.. فإن الطفرات التى تظهر فى الخلايا الأحادية — من خلال برنامج للتربية بالطفرات، أو بتقنيات الهندسة الوراثية — يمكن ظهورها بشكل مباشر وعلى مستوى النبات كله حتى ولو كانت متنحية.

إن الطريقة الاعتيادية لخفض مستوى التضاعف فى البطاطس هى اللجوء إلى التوالد البكرى الأنثوى Female Parthenogensis. وبرغم توفر تلك الطريقة إلا أن مزارع المتوك تفضلها للأسباب التالية:

١– يتوفر – بكل زهرة – عدد من التراكيب الوراثية المختلفة فى حبوب اللقاح أكثر بكثير من تلك التى تتوفر فى البيضات. ويمكن الحصول – من مزارع المتوك – على عدد من النباتات الأحادية، يزيد عدة أضعاف على عدد النباتات التى يمكن الحصول عليها بالتوالد البكرى الأنثوى.

٢– لا ينتج التوالد البكرى الأثوى سوى نباتات قليلة جدًّا فى بعض الأنواع البرية من الجنس *Sloanum*، بينما تنجح مزارع المتوك مع جميع الأنواع، وتعد هذه وسيلة فعالة للحصول على النباتات الأحادية.

٣– إن معظم النباتات الأحادية التى تنتج من مزارع المتوك تتضاعف – تلقائيًّا – إلى الحالة الثنائية، دونما حاجة إلى المعاملة بالكولشيسين.

مزارع البروتوبلازم Protoplast Culture

تتميز مزارع البروتوبلازم بأن النباتات التى تنتج منها تنشأ من خلايا مفردة؛ ولذلك أهميته الكبيرة بالنسبة للتربية بالطفرات، والهندسة الوراثية، والتهجينات الجسمية somatic hybridization. وقد أمكن – بواسطة مزارع البروتوبلازم – إنتاج أصناف جديدة رباعية التضاعف من البطاطس، وهجن نوعية جسمية بدمج بروتوبلازم البطاطس مع كل من الطماطم، والنوع *S. chacoense*، كما أنتج هجين جسمى نوعى بين البطاطس الثنائية dihaploid، والنوع *S. nigrum*. كذلك أمكن إنتاج هجين جسمى بين أحد أصناف البطاطس والنوع *S. brevidens*، وهجين جسمى آخر بين النوع *S. brevidens* وطراز بدائى ثنائى من البطاطس. وقد كان الهجين الأول عقيمًا عقمًا تامًّا وسداسى التضاعف، بينما كان الهجين الثانى خصبًا جزئيًّا ورباعى التضاعف هجينيًّا.

هذا.. وتتوفر أسباب جيدة لإثارة الشكوك حول الهجن الجسمية بين الأنواع التى لا تهجن جنسيا، وهى:

١– قد يحدث فقد لبعض كروموسومات الهجين الجسمى يؤدى إلى العقم.

٢- إذا لم تُفقد بعض الكروموسومات.. فإن التقارن التفاضلى Preferential Pairing ربما يمنع تبادل الجينات بين الكروموسومات الأبوية.

٣- ربما يكون التلقيح الرجعى للبطاطس فى نفس صعوبة التهجين النوعى الجنسى؛ الأمر الذى يتطلب إنتاج هجين جسمى آخر، وهو ما قد يزيد من عدد الكروموسومات إلى المستوى الذى لا يُتوقع معه أن يكون الانقسام الاختزالى طبيعيًّا.

وبالرغم من ذلك.. فإن مزارع البروتوبلازم يمكن أن تفيد فى أغراض الهندسة الوراثية لنقل الجينات الهامة من الأنواع البرية إلى البطاطس، دونما حاجة إلى القلق بشأن أى تدهور فى صفات النبات أو صفات الجودة.

ولكن المشكلة هى أن معظم صفات البطاطس الهامة كمية، ومن الصعب — كثيرًا — نقلها بطرق الهندسة الوراثية.

وعن الاختلافات الوراثية التى تظهر فى مزارع البروتوبلازم.. يراجع Bright وآخرون (١٩٨٣).

هذا.. ويُستفاد من مزارع البروتوبلازم فى إجراء الهجن النوعية الجسمية عن طريق دمج البروتوبلاست، وهو الموضوع الذى أسلفنا تناوله بالشرح فى الفصل الثالث.

ولمزيد من التفاصيل العملية عن جميع أنواع مزارع الأنسجة المستخدمة فى البطاطس.. يراجع Wang & Hu (١٩٨٥).

تقنيات حفظ الجيرمبلازم

إن حفظ الأعداد الكبيرة من سلالات الجنس *Solanum* التى تكون درنات، والتى تتوفر فى مراكز وبنوك الجيرمبلازم يتطلب زراعة الدرنات سنويًّا، وهو أمر باهظ التكلفة، ويعرض السلالات للإصابات الفيروسية؛ لذا.. فإن حفظ الجيرمبلازم — عن طريق مزارع الأنسجة — يعد هو البديل المنطقى لعملية الزراعة السنوية.

وقد أمكن حفظ السلالات الخضرية — بعد تخليصها من الفيرس — كنباتات مزارع صغيرة Plantlets، أو كدرينات صغيرة microtubers فى مزارع معقمة.

ويعد حفظ هذه السلالات فى النيتروجين السائل على -١٩٦°م طريقة فعّالة لتوفير مصدر من السلالات الأصلية لعملية الإكثار الدورية. كذلك تفيد هذه الطرق فى تسهيل تبادل الجيرمبلازم عبر الحجر الزراعى بين الدول. ويمكن الحصول على مزيد من التفاصيل عن حفظ الجيرمبلازم فى صورة مزارع أنسجة بمراجعة Henshaw وآخرين (١٩٨٠).

الثبات الوراثى

يولى المهتمين بإكثار وحفظ الجيرمبلازم بطريق مزارع الأنسجة أهمية كبيرة لموضوع الثبات الوراثى أثناء التوالد؛ فلقد وجدت مستويات مختلفة من عدم الثبات بين النباتات المتوالدة من أجزاء مختلفة من نبات البطاطس.

كذلك تزداد حالة عدم الثبات الوراثى فى جيرمبلازم البطاطس المخزن على صورة بذور حقيقية عند زيادة طول فترة التخزين.

ويحدث نفس الأمر فى مزارع أنسجة البطاطس المخزنة فى ظروف الشد لإطالة فترة تخزينها؛ حيث تكون عرضة لحدوث تغيرات وراثية فيها. ولذا.. يتعين تجديد تلك المزارع بانتظام (عن Tarn وآخرين ١٩٩٢).

الواسمات الجزيئية (الوراثية) واستخدامها فى التربية

يستفيد المربى كثيرًا من تقنيني الـ restriction fragment length polymorphism (اختصارًا: RFLP)، والـ random amplified polymorphic DNA (اختصارًا: RAPD) فى تحديد السلالات الخضرية التى تحمل صفات مرغوب فيها. ولقد أمكن عمل خريطة وراثية جزيئية للبطاطس؛ الأمر الذى أسهم كثيرًا فى عملية الانتخاب.

يمكن أن تفيد واسمات RFLP فى زيادة كفاءة الانتخاب للصفات الكمية لأنها تمكن المربى من التحديد السريع والدقيق للمناطق الكروموسومية التى تلزم للتعبير عن صفة معينة. وتزداد فائدة تلك الواسمات مع الصفات التى تتعرض لتباينات شديدة بفعل العوامل البيئية أو عند عدم القدرة على الحصول على عدوى روتينية متجانسة بمسببات الأمراض أو الآفات. فإذا ما أمكن التعرف على الصفة بواسطة واسمات RFLP فإنه يمكن الانتخاب لها بسهولة، كما يكون من المفيد جدًّا الانتخاب لصفة المقاومة لمرض أو لحشرة دونما حاجة إلى إدخالها فى بيئة الزراعة.

فيمكن الاستعانة بتقنية RFLP فى التقييم لمقاومة سلالات من نيماتودا التحوصل *G. pallida* لا تتواجد أصلاً فى مكان الدراسة. ولقد استُخدمت واسمات RFLP فى التعرف على سلالات البطاطس الخضرية التى تحمل الجين H1 لمقاومة السلالة Ro1 من النيماتودا، كما أمكن تحديد موقع هذا الجين على الكروموسوم 5.

ويُستخدم اختبار الـ RFLP — كذلك — فى تحديد أى الآباء duplex وأيها Triplex أو quadriplex فى الصفات البسيطة والتى منها صفة المقاومة لنيماتودا التحوصل. فالتهجين بين سلالة duplex وأخرى simplex سينتج نسل قابل للإصابة بمعدل ١/١٢ فقط من النسل الكلى، وسيكون من الصعب تمييز النسل الـ triplex والـ quadriplex، لكن اللجوء إلى واسمات الـ RFLP يكون أكثر كفاءة (عن Plaisted وآخرين ١٩٩٤).

ولقد استخدمت واسمات الـ RFLP فى المساعدة على التعرف على — والاستفادة من — الـ QTLs المسئولة عن المقاومة لعدد من الآفات الحشرية فى النوع البرى *S. berthaultii*، ومنها المقاومة لخنفساء كلورادو، فاستُخدمت صفات كثافة الشعيرات الغدية، واختبارات قياس نشاط التلون البنى الإنزيمى، وتركيز البولى فينول أوكسيديز فى طراز A من الشعيرات الغدية، وكمية إستر السكر sugar ester الذى ينتجه طراز B من الشعيرات — وجميعها أمور يمكن قياسها بسهولة — استخدمت تلك الصفات فى تحديد QTLs ترتبط بالمقاومة للحشرة فى عشيرة دُرست خريطتها الجزيئية من واسمات RFLP، وتنعزل فى صفات الشعيرات الغدية التى ترتبط بالمقاومة لخنفساء كلورادو. تُعد هذه الـ QTLs أسهل فى التعرف عليها عن التقدير المباشر للمقاومة. ولقد

أمكن التعرف على QTLs على صلة جوهرية جدًّا مع كل من كثافة الشعيرات الغدية من الطرازين A، و B، ونشاط البولى فينول أوكسيديز فى طراز A، ونشاط التلون الإنزيمى، وتركيز إستر السكر الذى تُنتجه الشعيرات الغدية من طراز B. وفى المقابل.. وُجدت صعوبة فى التقدير المباشر لمقاومة خنفساء كلورادو، بينما كان الارتباط عاليًّا — وإن لم يكن تامًّا — بين الـ QTLs التى تم التعرف عليها والمقاومة، وربما يرجع عدم تمام الارتباط إلى احتواء *S. berthaltii* على مركبات أخرى كثيرة لم يتم التعرف عليها، والتى ربما تلعب دورًا فى المقاومة (عن Plaisted وآخرين ١٩٩٤).

كما استُخدمت عشائر — دُرست خريطتها الجزيئية بواسمات RFLP لتهجينات رجعية للهجين بين *S. tuberosum*، و *S. berthaultii* – فى التعرف على QTLs ترتبط بالتبكير فى تكوين الدرنات؛ حيث أمكن تحديد ١٠ QTLs على ثمانى – كروموسومات، كان منها سبعة من *S. tuberosum* وثلاثة من *S. berthaultii*، ومن بينها كانت ثلاثة من *S. tuberosum* وإثنتان من *S. berthaultii* سائدة جزئيًا (عن Plaisted وآخرين ١٩٩٤).

إن من أهم مزايا الاستعانة بالواسمات الوراثية كوسيلة مساعدة فى الانتخاب لصفات المقاومة للأمراض والآفات — المرغوب فيها — فى برامج التربية، ما يلى:

١- لا توجد مشاكل العدوى بالكائنات المرضة مثل تجانس انتشار الإصابة، وتواجد السلالات أو العزلات المناسبة.

٢- لا يحتاج الأمر إلى إجراءات حجر صحى لنقل المسببات المرضية.

٣- يمكن إجراء اختبارات المقاومة فى غير موسم تواجد الكائنات المرضة.

٤- لا توجد مشاكل بيئية تتعلق بتوفر الظروف المناسبة للتعبير عن جينات المقاومة.

٥- إجراء الاختبارات بالاستعانة بالواسمات فى كل مراحل النمو النباتى، بينما نجد أن بعض جينات المقاومة لا يُعبَّر عنها قبل مرحلة اكتمال النمو.

٦- إن كانت المقاومة متنحية، فإنه يلزم جيل تلقيح ذاتى بعد كل تهجين رجعى للتأكد من تواجد الجين المرغوب فيه؛ الأمر الذى لا يلزم إجراءه فى حالة الاعتماد على الواسمات الوراثية فى الانتخاب للصفة.

إن الاعتماد على الواسمات الجزيئية يُعد أمرًا واعدًا، إلاّ أن تطبيقه عمليًّا يعتمد على مدى التوفير فى الوقت وعلى التكلفة النسبية للتقييم المباشر مقارنة بالاعتماد على الواسمات، وعلى مدى الارتباط بين الواسمة والجين المعنى. ويتطلب الأمر خريطة RFLP مشبعة لتطبيق تقنية الاستعانة بالواسمات الجزيئية بكفاءة (عن Hermsen ١٩٩٤).

ويبين جدولا (٦–١)، و (٦–٢) قائمتان بالواسمات الجزيئية للصفات البستانية الهامة، ولصفات المقاومة للأمراض والآفات، على التوالى (عن Celebi-Toprak وآخرين ٢٠٠٥).

جدول (٦–١): قائمة بالواسمات الجزيئية للصفات البستانية الهامة.

الصفة	الجين	الطريقة	رقم الكروموسوم
تخزين البروتين	PTN	RFLP	VIII
لون الزهرة	P	Morphological	XI
	F	Morphological	X
	D	Morphological	II
	R	Morphological	X
شكل الدرنة ولون الجلد	Ro	RFLP	X
شكل الدرنة		AFLP	X
		RFLP	X
لون جلد الدرنة		RFLP	X
لون لب الدرنة		RFLP	III
تكوين الدرنات Tuberization		RFLP (QTL)	
		RFLP (QTL)	V
سكون الدرنات		RFLP (QTL)	II
محتوى النشا بالدرنات		RFLP (QTL)	١٢ مجموعة ارتباطية
محصول الدرنات		RFLP (QTL)	١٢ مجموعة ارتباطية
إنتاج اللبتين Leptine		RAPD	I
تراكم السولانيدين Solanidin		RFLP (QTL)	I
		RFLP (QTL)	I

جدول (٦-٢): قائمة بالواسمات الجزيئية الخاصة بصفات المقاومة للأمراض والآفات.

الآفة أو الصفة ذات العلاقة بالمقاومة	الجين	الطريقة	واسمات الـ MAS
Potato Virus X (PVX)	Nx_{phu}	RFLP	TG424
	Nb	RFLP	TG432
	Nb	AFLP	SPUD237
	Nb	CAPS	GP21,SPUD237
	Rx2	RFLP	TG432
	Rx	RFLP	GP34,CT100,CT129
	Rx	AFLP	PM4,PM3
	Rx	CAPS	IPM3,IPM4
	Rx1, Rx2	RFLP	CP60, GP21, GP213
	Rx	CAPS	IPM4-c, 77R
Potato Virus Y (PVY)	Ry_{adj}	RFLP	TG508
	Ry_{adj}	RFLP	CP58,CT182,CD17,TG523,ADG1, ADG2
	Ry_{adj}	RFLP	ADG2
	Ry_{adj}	CAPS	ADG2
	Ry_{adj}	SCAR	SYRC3
	Ry_{adj}	RFLP	CP58,TG523
	Ny_{tbr}	RFLP	TG506,TG208
Potato Virus A (PVA)	Ra_{adg}	RFLP	GP125,TG508
	Na_{adg}	RFLP	TG523
Potato Virus S (PVS)	Ns	RFLP, ISSR	
Phytophthora infestans	R1	RFLP	GP21, GP179
	R1	AFLP	GP21,GP179
	R1	RFLP	GP21
	R1	RFLP	TG432
	R1	AFLP	SPUD237

يتبع

تابع جدول (٦-٢).

الآفة أو الصفة ذات العلاقة بالمقاومة	الجين	الطريقة	واسمات الـ MAS
	R2	AFLP	
	R3	RFLP	GP105(a), TG105 (a), GP185, GP35 (k)
	R6,R7	RFLP	GP185 (a), GP 250 (a)
	Pi (QTL)	RFLP	
	Pi (QTL)	SSR	Stm3016
	Pi (QTL)	RFLP	
	QTL	ALFP	
	Rpi1	RFLP	
	R_{blc}	RFLP	CP53
Glopodera rostochiensis	H1	RFLP	CD78
	H1	RFLP	CD113
	QTL	RFLP	
	Gro1	RFLP	CP51
	Gro1	RFLP	CP56, GP16 (c) , CP51 (c)
	Gro1	RAPD	$OPR10_{700}$
	Gro1	RFLP	RFLP1, RFLP2
Globodera pallida	Gpa (QTL)	RFLP	
	Gpa2	RFLP	GP34, CT100
	Gpa2	AFLP	E+ATG/M+CTA-148
	Gpa2	CAPS	77L, PM4c, 77R
	Gpa4 (QTL)	RFLP, SSR	
	Gpa5 (QTL)	AFLP	
	Gpa6 (QTL)	CAPS	
		AFLP	
	QTL	CAPS	
		AFLP,SSR	

يتبع

تابع جدول (٦-٢).

الآفة أو الصفة ذات العلاقة بالمقاومة	الجين	الطريقة	واسمات الـ MAS
	QTL	AFLP	
Globodera ssp.	Grp1	CAPS	GP21,GP179
Meloidogyne chitwoodii	R_{mc1}	RFLP	TG523
Meloidogyne spp.	R_{mc1}	AFLP	E+AAC/M +CGA-170
	R_{mc1}	CAPS	CT182, M39b
الشعيرات الغدية	QTL	RFLP	
Erwinia carotovora ssp. *Eca*	(QTL)	AFLP	
atroseptica		RFLP	
Synchytrium endobioticum sen 1		RFLP	CP58, GP125

الخرائط الكروموسومية الجزيئية (الجينوم)

نقدم فى جدول (٦–٣) ملخصًا لخرائط البطاطس الوراثية فى أنواع الجنس *Solanum* (عن Celebi-Toprak وآخرين ٢٠٠٥).

التحويل الوراثى

يُفيد التحويل الوراثى (أى الهندسة الوراثية) فى نقل جينات معينة مرغوب فيها من الأنواع البرية — قريبة كانت، أم بعيدة عن البطاطس — إلى الأصناف التجارية الناجحة من المحصول دونما حاجة إلى الدخول فى تعقيدات التلقيحات الرجعية، والانتخاب للصفات البستانية وصفات الجودة لسنوات عديدة بعد إجراء الهجين النوعى. هذا.. فضلاً على أن البطاطس — كمحصول خضرى التكاثر — لا يمكن تربيته بطريقة التهجين الرجعى؛ بمعنى أنه لا يمكن نقل صفة مرغوب فيها إلى صنف مفضل، دون أن تحدث تغيرات وراثية جوهرية فى الصنف، تحيله إلى صنف جديد، قد يكون أفضل، أو أقل جودة من الصنف الأصلى، ولكنه لا يكون مماثلاً له أبدًا. ولكن هذا الأمر ممكن — نظريًّا — بطريق الهندسة الوراثية.

جدول (٦-٣): ملخص لخرائط البطاطس الوراثية فى أنواع الجنس ***Solanum***.

الحجم	عدد الواسمات	الطرق	نوع الـ ***Solanum***
606 cM	134	RFLP, isozyme	*S. phureja* × (*S. tuberosum* × *S. chacoense*
690 cM	141	RFLP	*S. tuberosum* (diploid)
684 cM	260	RFLP	*S. tuberosum* × *S. berthaultii*, backcross to *S. berthaultii* (diploid)
1120 cM		RFLP, transposon, isozyme	*S. tuberosum* diploid
1170 cM	264	AFLP	USW53373 × 77.2102.37
990.9 cM 484.6 cM	231 (m) 106 (p)	AFLP	SCRI clone 1260 labl × cv. Stirling tetraploid
990.9 cM 484.6 cM	266 (m) 164 (p)	AFLP, SSR	SCRI clone 1260 labl × cv. Stirling Reciprocal cross (tetraploid)
720.4 cM	102	RFLP, RAPD, AFLP	*S. palustre* × *S. tuberosum*
987.4 cM		AFLP, RFLP	*Solanum phureja* (phu) and dihaploid
773.7 cM		RAPD, SSR	*Solanum tuberosum* (dih-tbr)
683.9 cM	99	RFLP	*S. cardiophyllum* × *S. pinnatisectum* (BC1) diploid
603 cM	149	AFLP	*Solanum phureja* clones 3704-76

طرق وأهمية وإنجازات التحويل الوراثى

إن البطاطس تُحول وراثيًّا بعدد من الطرق، ويمكن أن يوجه التحويل نحو جينوم النواة أو جينوم البلاستيدات؛ فيمكن استعمال الـ electroporation، والـ *Agribacterium tumefaciens* فى تحويل جينوم النواة وراثيًّا، ويمكن استخدام الطرق الـ bioliolistic فى

إدخال الجينات فى كل من جينوم النواة وجينوم السيتوبلازم. وتُعد طريقة الاعتماد على *A. tumfaciens* هى الطريقة الأكثر شيوعًا فى التحويل الوراثى للبطاطس.

وعلى الرغم من صعوبة عزل الجينات المرغوب فيها (gene cloning)، فإنه بمجرد تحقيق ذلك يمكن إدخالها فى أى صنف مرغوب فيه بسهولة أكبر من إدخالها بطرق التربية التلقليدية. ومن الأمثلة على ذلك الجين RB الذى يوجد فى *S. bulbocastanum* ويوفر مقاومة للندوة المتأخرة، والذى وُجدت صعوبة فى نقله إلى البطاطس بطرق التربية التقليدية نظرًا لصعوبة تهجين هذا النوع البرى مع البطاطس؛ لأنه ثنائى التضاعف وذو رقم توازن إندوسبرم 1، بينما البطاطس رباعية التضاعف وذو رقم توازن إندوسبرم 4، ولكن بمجرد عزل هذا الجين تم نقله إلى صنف البطاطس Katahdin (عن Grafius & Douches ٢٠٠٨).

ونظرًا لأن البطاطس خلطية التلقيح وخليطة وراثيًّا، فإن الاعتماد على صنف رجعى لنقل صفة مرغوب فيها إليه فى برنامج التربية، وتكرار التلقيح الرجعى إليه يترتب عليه حدوث تدهور فى قوة النمو، فضلاً عما يواكب ذلك من انعزالات لا حصر لها فى التراكيب الوراثية. ويؤدى الاعتماد على عدة أصناف تجارية كآباء رجعية بدلاً من صنف واحد إلى التغلب على مشكلة التدهور فى قوة النمو، ولكنه لن يصل بنا أبدًا إلى التركيب الوراثى للصنف الأصلى الذى رغبنا فى تحسينه من الأساس. والبديل الوحيد الممكن لتحسين صنف مرغوب فيه فى إحدى الصفات المطلوبة — فى غياب مثل تلك الصفات كطفرات فى هذا الصنف، سواء أكانت طبيعية أم مُستحدثة — هو بالتحويل الوراثى للصنف بوسائل الهندسة الوراثية.

وقد أمكن تحقيق ذلك بنجاح فى عديد من الصفات المطلوبة، وخاصة صفات المقاومة للأمراض، ومن أمثلة ذلك، ما يلى:

١- التحويل الوراثى للصنف Maris Bard بالجين Rx لمقاومة فيرس إكس البطاطس من الصنف Cara.

٢- التحويل الوراثى للصنف Desiree بالجين R1 لمقاومة الندوة المتأخرة.

٣- التحويل الوراثى للصنفين Katahdin، و Impala بالجينين RB، و Rpi-blb1 من *S. bulbocastanum* لمقاومة الندوة المتأخرة.

٤- التحويل الوراثى للصنف Desiree بالجين Gro1 من *S. spegazzinii* لمقاومة نيماتودا التحوصل *G. Rostochiensis* (عن Bradshaw & Ramsey ٢٠٠٥).

ولقد أمكن فى هولندا إنتاج بطاطس خالية من الأميلوز بالتحويل الوراثى للصنف Karnico، حيث ثُبِّطَ فيه تمامًا إنتاج الأميلوز بواسطة RNA ذات شفرة مضادة لتمثيل الإنزيم granule-bound starch synthase، بعدما أمكن التعرف على طفرة خالية من الأميلوز بتقنيات ترتبط بطرق التربية التقليدية (عن Bradshaw وآخرين ٢٠١٠).

كما أنتجت شركة مونسانتو Monsanto صنف البطاطس المحول وراثيًّا Newleaf وهو الصنف Russet Burbank بعد تحويله وراثيًّا بالجين Bt من *Bacillus thuringensis* لمقاومة خنفساء كلورادو. وقد اعتُمد هذا الصنف للتسجيل فى الولايات المتحدة فى عام ١٩٩٥، وتبعه إنتاج الصنف NewLeaf Plus الذى أُنتج بإضافة الجين المانع لتكاثر فيرس التفاف أوراق البطاطس للصنف NewLeaf.

أما فى أوروبا فإن أول الأصناف المحولة وراثيًّا كان الصنف الهولندى Karnico الخالى من الأميلوز (عن Bradshaw وآخرين ٢٠١٠).

إن من أهم الجينات التى أمكن استخدامها فى التحويل الوراثى للبطاطس، ما يلى:

١- جينات المقاومة من أنواع الجنس *Solanum*.

٢- جينات فيروسية تُشفر لتمثيل الغلاف البروتينى لجزيئات فيروسى إكس البطاطس، وواى البطاطس، وفيرس التفاف أوراق البطاطس، وهى التى تجعل البطاطس المحولة بها مقاومة للفيروسات المقابلة.

٣- الجينات البكتيرية التى تُغير من مكونات النشا.

٤- الجينات النباتية التى تُشفر لتمثيل بروتينات الباتاتين patatin فى البطاطس.

٥- جينات من *Bacillus thuringiensis* (جينات Bt) التى تُكسب البطاطس مقاومة ضد الحشرات.

٦- جينات نباتية تُشفر لتمثيل بروتينات ذات صلة بالإصابة بالأمراض pathogensis-related proteins، وهى التى قد تُكسب البطاطس مقاومة ضد الفطريات.

٧- جينات نباتية أو حشرية تُشفر لتمثيل بروتينات صغيرة (مثل الـ thionins، والـ cecropins، والـ apidecins)، وهى التى تكون نشطة ضد البكتيريا.

وجدير بالذكر أن الخلايا المحولة وراثيًّا يجب أن تكون قادرة على استعادة النمو إلى نباتات regeneration، وتلك صفة وراثية تختلف من محصول لآخر ومن صنف لآخر فى نفس المحصول، وتتباين فى احتياجاتها المثلى لكى تحدث. وتعد البطاطس من النباتات ذات القدرة الجيدة على تجديد النمو (عن Hermsen ١٩٩٤).

مستقبل الأصناف المحولة وراثياً والاعتراضات عليها

إذا ما أصبحت الأصناف المحولة وراثيًّا مقبولة لدى المستهلكين، وإذا ما أصبحت تكلفة التحويل الوراثى معقولة، فإنه يمكن الاستفادة من تقنية التحويل الوراثى فى تصحيح بعض جوانب الضعف فى الأصناف المرغوب فيها والمنتشرة فى الزراعة. كذلك إذا ما أصبح التحويل الوراثى روتينيًا بالنسبة لصفات معينة، فإنه يمكن للمربين عدم بذل جهد كبير فى برامج التربية والانتخاب لتلك الصفات.

لكن.. وعلى الرغم من بلوغ نسبة تقاوى البطاطس المحولة وراثيًّا فى صفة واحدة (لمقاومة خنفساء بطاطس كلورادو) لنحو ٣٪ من تقاوى البطاطس المنتجة فى الولايات المتحدة وكندا فى عام ١٩٩٩، فإن نشاط الجماعات المناهضة لاستهلاك الأغذية المعدلة وراثيًّا، وما تبع ذلك من رفض المستهلكين لها أدى إلى إحجام الشركات التى تهتم بالتحويل الوراثى للمحاصيل الزراعية عن إنتاجها (Guenthner ٢٠٠٢).

تجنب مشاكل رفض الهندسة الوراثية

تُعد الـ cisgenesis أداة جديدة لتربية النبات التقليدى يتعين إعفاءها من إجراءات إنتاج الكائنات المحولة وراثيًّا؛ ذلك لأنها تعتمد على نقل جينات طبيعية من النوع النباتى ذاته أو من نوع يتلقح طبيعيًّا معه. يُطلق على هذه الجينات اسم cisgenes، وهى مُتاحة، ويمكن تجنب تواجد الجينات المستخدمة فى الانتخاب للتحول الوراثى فى المنتج النهائى. وتسمح هذه الطريقة بإنتاج محاصيل cisgenic بدون جينات غريبة. هذه الـ cisgenes تنتمى بالفعل لمجمع جينات المربى. كما تسمح هذه الطريقة بتربية البطاطس دون الحاجة لزراعة واختبار ١٠٠٠٠٠ بادرة؛ الأمر الذى تتطلبه برامج التربية التقليدية (Jacobsen & Schouten ٢٠٠٨).

مصادر إضافية

من المصادر الإضافية التى يمكن الرجوع إليها فى مواضيع هذا الفصل، ما يلى:

Flavell (١٩٨٧): بخصوص الجهود المبكرة فى التحويل الوراثى.

Villeux(٢٠٠٥): بخصوص مزارع الخلايا والأنسجة — شامل.

Ooms (١٩٨٧): بخصوص الجهود المبكرة فى التحويل الوراثى.

Wenzel(١٩٩٤): بخصوص مزارع الأنسجة واستخداماتها فى حفظ الجيرمبلازم وإكثاره، وفى تربية أصناف جديدة.

Kumar (١٩٩٤): بخصوص تباينات المزارع.

Karp (١٩٩٠): بخصوص تباينات المزارع.

Zuba & Binding (١٩٨٩): بخصوص عزل وزراعة البروتوبلاست.

Belknap وآخرون (١٩٩٤): بخصوص تحسين البطاطس فى الصفات الفسيولوجية والبيوكيميائية بالتقنيات الجزيئية والخلوية الحيوية.

Celebi-Toprak وآخرون (٢٠٠٥): بخصوص استخدام الواسمات الجزيئية فى التعرف على التباينات الوراثية.

Visser وآخرون (٢٠٠٩): بخصوص جينوم البطاطس.

Bryan & Hein (٢٠٠٨): بخصوص دراسات جينوم البطاطس.

Ortiz (١٩٩٨) الذى قدم قائمة مفصلة باستخدام مختلف الواسمات الوراثية والكيميائية الحيوية فى تحديد المواقع الكروموسومية والتحليل الوراثى لمختلف الصفات (المقاومة لمختلف المسببات المرضية والآفات، وصفات الجودة، وصفات النمو والتطور ومقاومة مبيدات الحشائش... إلخ) والجينات المتحكمة فيها.

Ramakrishnan وآخرون (٢٠١٥): الذى قدم حصرًا بالواسمات الجزيئية للبطاطس التى تُستخدم لأجل تعزيز الانتخاب للصفات الهامة، وبخاصة صفات المقاومة للأمراض.

الفصل السابع

النمو والتطور، وتحمل ظروف الشدِّ البيئى، والتوافق مع طرق الإنتاج

النمو والتطور

النمو النباتى المثالى (الخضرى والجذرى والدرنى)

إن نبات البطاطس المثالى فى نموه ideotype هو الذى يكون قادرًا على إنتاج عدد كبير من الدرنات مع المحافظة على أطول فترة ممكنة من النمو الدرنى. وعندما يكون موسم النمو قصيرًا يكون من المفيد أن يُنتج النبات أكبر قدر من النمو الخضرى سريعًا لبدء وضع الدرنات مبكرًا. ويفيد فى هذا الشأن قدرة درنات التقاوى على الإنبات السريع فى الحرارة المنخفضة. كذلك فإن محافظة النمو الخضرى على نشاطه حتى آخر موسم النمو يُعطى فرصة لإطالة فترة نمو الدرنات.

ترتبط عديد من الصفات الفسيولوجية بمعدل نمو الدرنات؛ حيث يفيد تكوين مساحة ورقية مناسبة، ومعدل بناء ضوئى عالٍ بعد بدء تكوين الدرنات، كما يكون من المفيد وجود مجموع جذرى متعمق ومنتشر، وتوزيع مثالى للمادة الجافة بين النمو الخضرى والجذور والدرنات.

وترتبط عدة صفات بكفاءة البناء الضوئى، منها طراز النمو الخضرى — أهو قائم أم مفترش — وحجمه، ونسبة الأوراق إلى الساق ونسبة النمو الخضرى إلى النمو الورقى، وعدد الأوراق وسمكها ومساحتها، ومعدل تكوين الأوراق الجديدة أثناء النمو، ومدى استقبال النمو الخضرى للضوء بشكل جيد.

إن النمو الخضرى المثالى هو الذى يُعطى غطاء كاملاً للتربة مبكرًا، ويحافظ على دليل مساحة ورقية قدره ٤–٥، مع معدل مثالى لتكوين أوراق جديدة، ويُحافظ على أفضل وضع وسمك للأوراق لتحقيق أفضل استقبال للضوء، وأفضل نسبة من الأوراق إلى

السيقان لتجنب الرقاد، وأن يستمر نشطًا فى البناء الضوئى حتى نهاية الموسم. هذا.. إلاّ أن دور بعض هذه الصفات فى التأثير على المحصول غير مؤكد.

ولقد وُجد أن النمو الخضرى المبكر يرتبط بالنمو الدرنى المبكر وقِصَر موسم النمو، بينما تؤدى زيادة النمو الجذرى إلى الخضرى إلى تأخير تكوين الدرنات وترتبط بزيادة طول فترة النمو.

وتبين من الدراسات الوراثية أن صفة البداية المبكرة للنمو الخضرى سائدة على البداية المتأخرة، بينما وجد أن معدل النمو النسبى للنمو الخضرى يورث كصفة مضيفة.

يلزم تحسين النمو الجذرى لزيادة القدرة على تحمل شد الجفاف، ومن ثم زيادة المحصول فى ظروف الجفاف. وقد وُجد عندما قيمت ٢٨٠ سلالة خضرية غير مُنتخبة أن تلك التى تميزت بالوزن الجاف العالى للجذور والسيقان والأوراق كانت هى الأطول فى موسم النمو والأعلى محصولاً. ولقد وُجد أن الوزن الجاف للجذور يرتبط بمعدل زيادة الدرنات فى النمو.

ووُجد أن الأنواع البرية كانت فى إحدى الدراسات الأعلى فى الوزن الجاف الجذرى وفى طول الجذور ومساحتها السطحية، والأعلى فى نسبة الجذور إلى النمو الخضرى عن الأصناف التجارية وسلالات التربية. ويعنى ذلك إمكان اللجوء إلى تلك الأنواع البرية كآباء لتحسين صفات الجذور. هذا.. إلاّ إنه تجب ملاحظة أن الكتلة الجذرية الكبيرة المتعمقة — بينما هى تُفيد فى زيادة المحصول — فإنها تعيق عمليات الحصاد الآلى. ويدخل ضمن بعض برامج التربية الانتخاب ضد البادرات ذات النمو الجذرى الليفى الكثيف.

كما أمكن تحديد عددًا من صفات الجذور ذات الصلة بالمحصول، منها: المورفولوجى، والتنفس، والوزن الجاف، والطول، ومساحة السطح الجذرى.

هذا.. ويستهلك النمو الخضرى والجذرى حوالى ٢٠٪ من المادة الجافة الكلية. ويُقاس توزيع المادة الجافة على الدرنات بحساب دليل الحصاد harvest index (عن Tarn وآخرين ١٩٩٢).

سكون الدرنات

عندما تكون فترة سكون درنات التقاوى طويلة، فإنها تُصبح مسنة فسيولوجيًّا، وتنبت سريعًا عند زراعتها، وتبدأ في وضع الدرنات مبكرًا، ولكن زيادة الدرنات المتكونة فى الحجم يكون بطيئًا، وتصل النباتات إلى مرحلة الشيخوخة مبكرة، وذلك مقارنة بما يحدث عند زراعة تقاوى أحدث فسيولوجيًّا.

وتُفيد التربية لفترة سكون الدرنات المرغوب فيها فى توفير تحكم جيد فى سلوك التبرعم والإنبات.

وتتميز الأنواع ثنائية التضاعف — مثل *S. phureja*، الذى يُستخدم فى برامج التربية — بقصر فترة سكون درناته.

ولقد وضح من الدراسات الوراثية أن القدرة العامة على التآلف أكثر أهمية عن القدرة الخاصة على التآلف بالنسبة لمعدل نمو البراعم، كما وُجد تباين وراثى إضافى عالٍ لتلك الصفة.

ويُفيد تقييم الأصناف الجديدة فى ظل مدى من العمر الفسيولوجى فى تحديد سلوكها الممكن تحت ظروف زراعية متباينة.

ومن المرغوب فيه — دائمًا — أن يكون الإنبات سريعًا عند الزراعة فى تربة باردة (عن Tarn وآخرين ١٩٩٢).

تحمل شد البرودة والصقيع والتجمد

طريقة التقييم

يمكن إجراء اختبارات التقييم لتحمل الصقيع إما فى الحقل بالمناطق التى تتعرض للصقيع، أو فى حجرات النمو. كما يمكن إجراء تقييم سريع لتحمل الصقيع على نطاق واسع بتعريض أوراق مفصولة detached leaves من السلالات التى يُرغب فى تقييمها لحرارة –٥°م لمدة ثمانى ساعات، حيث تفقد أوراق السلالات الحساسة انتصابها ويتغير لونها سريعًا (عن Poelham & Sleper ١٩٩٥).

فسيولوجى الضرر والتحمل

إن البطاطس التجارية يمكنها تحمل انخفاض الحرارة حتى –٣ °م، ومع وصولها إلى — ٤ °م أو أقل تتكون البلّورات الثلجية فى المسافات بين الخلايا فى الأنسجة النباتية؛ مما يؤدى إلى موت الخلايا. وتلك البلّورات — وليست الحرارة المنخفضة فى حد ذاتها — هى التى تُحدث الضرر؛ ذلك لأن التبريد الفائق supercooling لأنسجة ورقة البطاطس حتى –٦,٩ °م دون تكوين بلّورات ثلجية لا يُحدث موتًا للخلايا. وتتكون البلّورات الثلجية من الماء الذى ينبثق من السيتوبلازم خلال عملية التجمد. وحتى ولو لم تتكون بلّورات ثلجية فإن مجرد انبثاق الماء نحو المسافات البينية يُسبب جفافًا وأضرارًا لا عودة فيها.

وتُعد جميع أصناف البطاطس *S. tuberosum* حساسة للصقيع كما هو الحال مع معظم أنواع الجنس *Solanum* المكونة للدرنات. هذا.. إلاّ أن بعض أنواع الجنس *Solanum* تعد متحملة للصقيع، ومن أمثلتها: *S. acaule*،و *S. commersonii*، و *S. multidissectum*، و *S. chomatophilum*، و *S. boliviense*، و*S. megistarcolobum* ، و *S. sonctae-rosae*، وهى التى يمكنها تحمل انخفاض الحرارة حتى –٤,٠ إلى –٦,٠ °م، علمًا بأن S. acaule هو أكثرها تحملاً.

ويمكن لبعض أنواع الجنس *Solanum* — إذا ما عُرِّضت لفترة ضوئية قصيرة وحرارة منخفضة — التأقلم على البرودة؛ الأمر الذى يمكنها من تحمل حرارة تقل بمقدار ٣–٧ °م عن درجة الحرارة المميتة عادة. فمثلاً.. نجد أن *S. oplocense*، و *S. polytrichon* يمكِّنهما — بعد التأقلم على البرودة — تحمل حرارة تنخفض إلى —٨ °م، و —٦ °م، على التوالى، فى الوقت الذى يُعد فيه كليهما حساسًا للصقيع. ويمكن للأنواع المتحملة للصقيع *S. acaule* ، و *S. multidssectum*، و *S. chomatophilum* أن تكتسب تأقلمًا على البرودة يمكّنهم من تحمل انخفاض الحرارة إلى —٩ °م، بينما يمكن للنوع المتحمل للصقيع *S. commersonii* — بعد تأقلمه على البرودة — تحمل انخفاض الحرارة حتى —١١,٥ °م.

وبالمقارنة .. فإن البطاطس *S. tuberosum* تُعد حساسّة للصقيع ولا تُظهر تأقلمًا على البرودة (Vayda ١٩٩٤).

مصادر التحمل

يكون مجديًّا — إن أمكن — التنبؤ بوجود أو غياب صفات مرغوب فيها فى عشائر نباتية معينة. ولقد جرت محاولة لتحليل مدى ما يمكن أن تسهم به العوامل التقسيمية والجغرافية والبيئية فى التنبؤ بوجود صفة تحمُّل التجمد فى البطاطس البرية. وتم لهذا الغرض غربلة بيانات ١٦٤٦ عينة من ٨٧ نوعًا سبق جمعها من ١٢ دولة من الأمريكتين. ولقد وجدت علاقة قوية بين تحمل الصقيع والأنواع، وبدرجة أقل مع السلسلة series التقسيمية. كذلك وُجدت تجمعات جوهرية لمناطق جغرافية فيها بطاطس بمستوى متشابه من تحمل الصقيع. ووجدت المستويات العالية من تحمل الصقيع فى وسط وجنوب الإنديز ببيرو، والأراضى المنخفضة من الأرجنتين والمناطق المتاخمة لها، وفى مساحة صغيرة من وسط الإنديز الشيلى. كذلك وجد أن فرصة العثور على بطاطس برية ذات مستويات عالية من القدرة على تحمل الصقيع تزداد فى المناطق التى ينخفض فيها متوسط الحرارة الدنيا السنوى عن ٣ْم عما فى المناطق الأدفأ. هذا إلا إنه بسبب تواجد كثير من أنواع البطاطس البرية فى مساحات صغيرة، فإن من الصعب فصل تشابك العوامل التقسيمية والبيئية والجغرافية عن بعضها البعض (Hijmans وآخرون ٢٠٠٣). وعمومًا.. فإن تحمل البطاطس البرية للصقيع فى موطنها الأصلى يزداد بالارتفاع عن مستوى سطح البحر.

وقد قسم Richardson & Weiser (١٩٧٢) درجة تحمل الصقيع Frost Tolerance فى ٥٧ نوعًا من الجنس *Solonum* إلى المجموعات التالية:

١- أنواع تتحمل انخفاض درجة الحرارة إلى —٥ْم وربما إلى أقل من ذلك، وهى:

S. acaule

S. chomatophilum

S. comunersonii

S. × *juzepczukii*

S. multidissectum

٢– أنواع تحمل انخفاض درجة الحرارة إلى –٤ إلى –٥ °م، وهى:

S. ajanhuiri

S. × *curtilobum*

S. demissum

S. megistacrolobum

S. microdontum

S. vernei

٣– أنواع تتحمل انخفاض درجة الحرارة إلى –٣ إلى –٤ °م، وعددها ٢٤ نوعًا منها:

S. tuberosum ssp. *andigena*

٤– أنواع تتحمل انخفاض درجة الحرارة إلى –٢ إلى –٣ °م، وعددها ١٦ نوعًا.

٥– أنواع تتحمل انخفاض درجة الحرارة إلى –١ إلى –٢ °م وعددها ٦ أنواع، منها:

S. tuberosum ssp. *tuberosum*

وفى محاولة أخرى .. قسم Chen & Li (عن Li & Fennell ١٩٨٥، و Palta ١٩٩٢) ٢٤ نوعًا من الجنس *Solanum* إلى خمس مجموعات حسب كونها تتحمل الصقيع والبرودة أم حساسة لهما، وما إذا كانت تستجيب أم لا تستجيب للأقلمة (جدول ٧–١).

جدول (٧-١): تقسيم أنواع الجنس **Solanum** حسب تحملها للصقيع والبرودة واستجابتها لمعاملة الأقلمة بالبرودة.

المجموعة والأنواع	درجة الحرارة المميتة للنبات (°م)	
	قبل الأقلمة [أ]	بعد الأقلمة [ب]
المجموعة الأولى مقاومة للصقيع وتستجيب للأقلمة بالبرودة		
S. acaule (Oka 3885)	-٦,٠	-٩,٠
S. commersonii (Oka 5040)	-٤,٥	-١١,٥
S. multidissectum	-٤,٠	-٨,٥
S. chomatophilum	-٥,٠	-٨,٥
المجموعة الثانية مقاومة للصقيع ولا تستجيب للأقلمة بالبرودة		
S. bolviense	-٤,٥	-٤,٥
S. megistacrolobum (Oka 3914)	-٥,٠	-٥,٠
S. sanchae-rosae (Oka 5697)	-٥,٥	-٥,٥
المجموعة الثالثة: حساسة للصقيع وتستجيب للأقلمة بالبرودة		
S. oploocense (Oka 4500)	-٣,٠	-٨,٠
S. polytrichon (PI184773)	-٣,٠	-٦,٠
المجموعة الرابعة: حساسة للصقيع ولا تستجيب للأقلمة بالبرودة		
S. brachistotrichum	-٣,٠	-٣,٠
S. cardiophyllum	-٣,٠	-٣,٠
S. fendleri	-٣,٠	-٣,٠
S. jamesii	-٣,٠	-٣,٠
S. kurtzianum	-٣,٠	-٣,٠
S. microdontum	-٣,٠	-٣,٠
S. pinnatisectum	-٣,٠	-٣,٠
S. stenotomum (PI 195188)	-٣,٠	-٣,٠
S. stoloniferum	-٣,٠	-٣,٠
S. sucrense	-٣,٠	-٣,٠
S. tuberosum	-٣,٠	-٣,٠

يتبع

تابع جدول: (٧-١)

المجموعة والأنواع	درجة الحرارة المميتة للنبات(ْم)	
	قبل الأقلمة [أ]	بعد الأقلمة [ب]
S. venturii	٣,٠–	٣,٠–
S. vernei	٣,٠–	٣,٠–
S. verrucosum	٣,٠–	٣,٠–
المجموعة الخامسة: حساسة للبرودة		
S. trifidum	٣,٠–	تموت [ج]

(أ) كانت ظروف النمو للنباتات غير المؤقلمة بالبرودة — قبل تعريضها للبرودة الفائقة — هى: ٢٠ ْم نهارًا، و ١٥ ْم ليلاً، مع ١٤ ساعة فترة ضوئية.

(ب) كانت ظروف الأقلمة بالبرودة — قبل تعريض النباتات للبرودة الفائقة — هى ٢ ْم ليلاً ونهارًا، مع ١٤ ساعة فترة ضوئية.

(ج) كانت النباتات ميتة عقب تعريضها لحرارة ٢ ْم ليلاً ونهارًا لمدة ٢٠ يومًا.

وتبعًا لهذا التقسيم.. فإن أربعة أنواع (هى *S. acaule*، و *S. comunersonii*، و *S. multidissectum*، و *S. chomatophilum*) تتحمل — بعد أقلمتها بالبرودة — الانخفاض فى درجة الحرارة حتى –٨,٥ ْم إلى –١١,٥ ْم بينما وضعت البطاطس فى مجموعة الأنواع الحساسة للصقيع، التى لا تستجيب لمعاملة الأقلمة بالبرودة، والتى لا تتحمل انخفاض درجة الحرارة لأكثر من ثلاث درجات تحت الصفر (Richardson & Weiser ١٩٧٢).

وقد دُرس تأثير تعريض نباتات (سبقت تقسيتها أو لم يسبق تقسيتها) لحرارة –٤ ْم لمدة ٦ أو ١٢ ساعة، ووجد أن نباتات ٣ أصناف بطاطس ونباتات Alaska Frostless (وهو هجين: *S. tuberosum* × *S. acaule*) لم تتحمل المعاملة وماتت. هذا.. وبينما تحملت نباتات من النوعين *S. acaule*، و *S. commersonii* حرارة التجمد لمدة ١٢ ساعة وتجمدت، فإن التجمد أحدث أضرارًا جسيمة بنباتات *S. acaule*، بينما لم تُضار نباتات *S. commersonii* جرّاء المعاملة (Lindstrom وآخرون ١٩٩٢).

وبعد أن تعرضت أكثر من ٢٦٠٠ سلالة تمثل ١٠١ نوعًا من الجنس *Solanum* التى تحتفظ بها وزارة الزراعة الأمريكية لموجة من الصقيع الطبيعى فى حقل متجانس، وجد أن أكثر الأنواع تحملاً للصقيع كانت *Solanum acaule*، و *S. albicans*، و *S. commersonii*، و *S. dimissum*، بالإضافة لنوع آخر كان متحملاً للصقيع بشدة ولم يكن قد سبق التعرف على تلك الصفة فيه من قبل، وهو: *S. pauycissectum* (Vega & Bamberg ١٩٩٥).

وأوضحت دراسة أجريت على أنواع برية من الجنس *Solanum* وأصناف تجارية من البطاطس من حيث تحملها للبرودة قبل وبعد تقسيتها على ٤ °م لمدة ١٢ يومًا إمكان تقسيمها إلى ثلاث فئات، كما يلى:

١- فئة مقاومة للتجمد وتستجيب لمعاملة التقسية، حيث انخفضت فيها الـ LT_{50} (الحرارة المنخفضة التى تؤدى إلى موت ٥٠٪ من النباتات) من -٢ إلى -٤,٥ °م قبل معاملة التقسية إلى -٩ °م بعدها، وتضمنت الأنواع البرية *S. acaule*، و *S. sogarandium*، و *S. multidisectum*.

٢- فئة مقاومة للتجمد ولكنها لا تستجيب كثيرًا لمعاملة التقسية حيث انخفضت فيها الـ LT_{50} من -٢ °م قبل معاملة التقسية إلى -٤ °م بعدها، وتضمنت النوع *S. polyadenium*.

٣- فئة حساسة للتجمد ولا تستجيب لمعاملة التقسية حيث انخفضت فيها الـ LT_{50} من حوالى صفر °م قبل معاملة التقسية إلى -١,٥ إلى -٢,٠ °م بعد المعاملة (Irzykowski وآخرون ١٩٩٦).

ومن أكثر أنواع البطاطس البرية تحملاً للصقيع — معبرًا عن صفة القدرة على التحمل بنسبة الأنسجة التى لم تظهر عليها أضرارًا بعد تعرضها لموجتى صقيع على -٢ °م وموجة واحدة على -٥ °م — ما يلى (عن Hijmans وآخرين ٢٠٠٣):

النوع	عدم الضرر أو التحمل (٪)
S. acaule	١٠٠
S. albicans	١٠٠
S. comumersonii	٩٩
S. paucissectum	٩٢
S. demissum	٩٢
S. etuberosum	٨٢
S. megistarcrolonum	٨٣
S. sanctae-rosae	٨٦

هذا.. إلا أن بعض الأنواع شديدة التحمل للبرودة — مثل *S. commersonii* — قد يكون مرد تحملها للصقيع فى بيئتها الأصلية إلى قضائها الشتاء على صورة درنات ساكنة تحت الأرض، فى الوقت الذى تموت فيه نمواتها الخضرية (Griffith وآخرون ١٩٩٤).

كذلك وُجدت تباينات وراثية بين ستة أنواع من الجنس *Solanum* (هى: *S. acaule*، و *S. commersonii*، و *S. megistacrolobum*، و *S. multidssectum*، و *S. sanctae-rosae*، و *S. megistacrolobum* ssp. *toralapanum*) فى كل من التأقلم السريع على الحرارة المنخفضة، وسرعة فقد هذا التأقلم فى الحرارة المعتدلة. وأفضل جيرمبلازم يكون هو السريع التأقلم على الحرارة المنخفضة استجابة للتعرض للحرارة المنخفضة قبل فترة من الصقيع، مع البطء فى فقد هذا التأقلم استجابة للتعرض لحرارة — غير عادية — مرتفعة نهارًا، وذلك حتى لا تموت النباتات خلال فترة من الصقيع. وكان *S. commersonii* الأفضل فى هذا الشأن (Vega وآخرون ٢٠٠٠).

كما وُجد أن صنف البطاطس Superior كان قادرًا على التغلب على أضرار التجمد والصقيع واستعادة النباتات لنموها، إلاّ إذا كانت النباتات قد أُضيرت بدرجة كبيرة تزيد عن ٧٥٪ مبكرًا فى موسم النمو (Chang وآخرون ٢٠١٤).

وراثة التحمل

تركزت معظم الدراسات الوراثية الخاصة بتحمل الصقيع على التهجين:

S. acaule × *S. tuberosum*

وقد وضحت سيادة صفة المقاومة للصقيع فى التهجين بين *S. tuberosum* وأى من الأنواع التالية:

S. acaule

S. bulbasovii

S. × curtilobum

S. demissum

S. juzepczukii

كما أظهرت هذه التلقيحات أن المقاومة للصقيع صفة كمية، برغم أنها قد تتضمن جينًا رئيسيًّا واحدًا مع الجينات الأقل تأثيرًا فى ظهور الصفة.

ولكن ظهر من التلقيح: *S. tuberosum × S. demissium* أن المقاومة للصقيع صفة بسيطة ذات سيادة غير تامة (Richardson & Weiser ١٩٧٢).

كما أمكن الحصول على سلالات على درجة عالية من المقاومة للصقيع من بعض الأنواع المزروعة الحساسة للصقيع؛ مثل:

S. phureja

ومن التلقيح *S. phureja × S. tuberosum* ssp. *andigena*

ويدل ذلك على أن المقاومة للصقيع ربما كانت متنحية، أو يتحكم فيها جينات مكملة لبعضها البعض، أو يوجد بينها تفاعلات تفوق. كما تدل على إمكان انتخاب طرز مقاومة للصقيع من الطرز الحساسة (Richardson & Weiser ١٩٧٢).

ويُستدل من الدراسات التى أجريت على البطاطس والتى استخدمت فيها سلالة من *S. commersonii* (تتحمل التجمد حتى -٣,٩°م وتتأقلم خلال ١٠ أيام من البرودة إلى تحمل حرارة -٧,٢°م)، و *S. cadiophyllum* (تتحمل التجمد حتى -١,٦°م وغير قادرة على التأقلم عند تعرضها للبرودة) على ما يلى:

١- لكل من صفتى تحمل التجمد والقدرة على التأقلم نظامها الوراثى المستقل.

٢- كلتا الصفتين كمية فى وراثتها، وإن كان لكل منهما جينات رئيسية قليلة تتحكم فيها (Palta ١٩٩٢).

ولقد وصف الجين Scdhn1 لتحمل الصقيع، وهو الذى وُجد فى النوع *S. commersonii* (عن Hermanová وآخرين ٢٠٠٧).

التربية للتحمل بالتقنيات الحيوية

أمكن إنتاج هجن جسمية بين بطاطس أحادية مضاعفة (٢ ن = ٢ س = ٢٤) والنوع ثنائى التضاعف المتحمل للصقيع *S. commersonii* (٢ ن = ٢ س = ٢٤)، وكانت الهجن المنتجة أكثر تحملاً للصقيع عن البطاطس، واكتسبت — كذلك — القدرة على التأقلم على البرودة (Nyman & Waara ١٩٩٧).

كما جرت محاولة للتحويل الوراثى للبطاطس بجين البروتين المضاد للتجمد antifreeze protein الخاص بالسمك المفلطح flatfish المعروف باسم flounder (وهو: *Pseudopleuronectes ameriocanus*. يتحمل هذا النوع من السمك الحرارة المنخفضة ولا يتجمد، ويزداد فى دمه تركيز البروتين المضاد للتجمد بدءًا من الخريف، ويصل إلى أعلى تركيز خلال الشتاء، ثم ينخفض ثانية فى الربيع. وقد وُجد أن هذا التحويل الوراثى أكسب البطاطس مستوى من تحمل البرودة (Jaffeé & Rojas ١٩٩٤).

تحمل شدِّ الحرارة العالية

نظرًا لأن البطاطس تناسبها حرارة منخفضة نسبيًّا (١٨-٢٠ْم) لوضع الدرنات، ولا تكون درنات فى حرارة تزيد عن ٢٩ْم، فإن التربية لتحمل الحرارة العالية يكون أمرًا له أهميته فى المناطق الدافئة.

طريقة التقييم

يمكن إجراء التقييم لتحمل الحرارة العالية بتعريض النباتات لحرارة ٥٠ْم لمدة ٨ ساعات خلال الليل على مدى ١٤ يومًا، حيث تتدهور النباتات الحساسة سريعًا فى

خلال ثلاثة أيام. كما يمكن اختبار قدرة السلالات على وضع الدرنات فى الحرارة العالية بزراعتها فى بيت محمى على حرارة ٣٠–٣٨ °م خلال مرحلة وضع الدرنات (عن Poelham & Sleper ١٩٩٥).

ولقد وُجدت علاقة بين تحمل الحرارة العالية فى أصناف البطاطس *S. tuberosum* والتبكير فى اكتمال النمو. ويُظَنُ أن بعضًا من تلك الأصناف المبكرة ليست فى حقيقتها متحملة للحرارة، ولكنها تفلت من ظروف الشدِّ بإنتاج محصولها سريعًا قبل بداية حلول الجو الشديد الحرارة، ومن ثم فإنها تتعرض لفترات أقل وأقصر من الشدِّ الحرارى. فمثلاً.. تُنتج السلالة DTO-28 محصولاً عاليًا من الدرنات، كما تُبكر فى وضعها الدرنات وفى زيادتها فى الحجم. هذا إلاّ أن وجود تحمل للحرارة فى أصناف متوسطة التأخير مثل دايمانت Diamant يدل على أن التحمل الحقيقى للحرارة مستقل عن صفة التبكير. وتأكد ذلك عندما هُجِّن الصنف المتأخر والحساس للحرارة كارا Cara مع الصنف بلانكا Blanka المبكر والمتحمل للحرارة. نتج عن هذا التهجين نسل هجين متوسط التأخير ومتحمل للحرارة العالية (Vayda ١٩٩٤).

فسيولوجى الضرر والتحمل

تُوجد صعوبة فى التربية لتحمل الحرارة العالية لأن الشدِّ الحرارى يؤثر فى عمليات فسيولوجية مختلفة فى نبات البطاطس، تشمل: كفاءة البناء الضوئى، والنمو الخضرى، وتهيئة تكوين الدرنات tuber initiation، وتوزيع الغذاء المجهز. تسبب حرارة الهواء العالية انخفاضًا فى كفاءة البناء الضوئى، وينتج عن ذلك انخفاض فى إنتاج الغذاء المجهز، ونقص فى النمو الخضرى. ويُعد النمو الخضرى النامى جيدًا والنشط فى البناء الضوئى ضروريًّا لأجل تهيئة تكوين الدرنات وزيادتها فى الحجم. كذلك تمنع الحرارة العالية تراكم "محفز" تكوين الدرنات "؛ مما يؤدى إلى زيادة فترة النمو الخضرى وتأخير بدء تكوين الدرنات، ومن ثم يحدث انخفاض فى العدد الكلى للدرنات المنتجة. ويُعتقد بأن الحرارة العالية تؤدى إلى إنتاج الجبريللينات التى تُحفز النمو الخضرى وتكوين السيقان الأرضية (المدادات stolons) وزيادة استطالتها، لكنها

تؤخر تكوين الدرنات. كذلك تؤدى حرارة الهواء العالية إلى اتجاه الغذاء المجهز نحو النمو الخضرى بدلاً من اتجاهه نحو الدرنات، مثلما يحدث فى الظروف المثلى للنمو. يدفع ذلك مربى البطاطس إلى التعامل مع صفتين مستقلتين، هما: تحمل النمو الخضرى للشدِّ الحرارى، والقدرة على تكوين الدرنات فى ظروف الحرارة العالية. ولقد أظهرت الدراسات أن هاتين الصفتين غير مرتبطتين (Vayda ١٩٩٤).

مصادر التحمل

قيم Reynolds & Ewing (١٩٨٩) ١١٩ سلالة — تنتمى إلى ٥٩ نوعًا تكون درنات من الجنس *Solanum* – لتحمل الحرارة العالية. درست فى البداية قدرة السلالات على تكوين نمو خضرى قوى فى حرارة ٣٠–٤٠ °م مع تعريضها لفترة ضوئية طويلة مدتها ١٨ ساعة يوميًّا لمنع تكوين الدرنات. وتلا ذلك اختبار السلالات التى أعطت نموًا خضريًّا قويًّا تحت هذه الظروف للقدرة على إنتاج الدرنات فى نفس ظروف الحرارة العالية (٣٠–٤٠ °م)، ولكن مع تعريضها لفترة إضاءة قصيرة. وبرغم تباين السلالات فى إنتاجها للدرنات تحت هذه الظروف.. فإن عددًا قليلاً منها — ينتمى لأنواع قليلة — أنتج درنات بانتظام فى حرارة ٣٠–٤٠ °م.

ولقد أظهر النمو الخضرى لسلالات عديدة من أنواع الجنس *Solanum* البرية تحملاً للحرارة العالية، ومنها: *S. berthaultii*، و *S. chacoense*، و *S. demissium*، و *S. jamesii*، و *S. kurtzianum*، و *S. papita*، و *S. spegazinii*، و *S. stoloniferum*، و *S. sucrense*. ويرتبط معدل البناء الضوئى العالى فى هذه الأنواع مع تحملها للشدِّ الحرارى. هذا إلا إن عددًا قليلاً فقط من بعض سلالات تلك الأنواع يكون قادرًا على تكوين درنات فى الحرارة العالية (Vayda ١٩٩٤).

تحمل شدِّ الجفاف

طريقة التقييم

توصل Stark وآخرون (١٩٩١) — من دراستهم على ١٤ صنفًا وسلالة من البطاطس — إلى وجود علاقة خطية بين ΔT (وهى الفرق بين درجة حرارة الهواء ودرجة حرارة

النموات الخضرية أثناء النهار فى الأيام الصحوة). والنقص فى ضغط بخار الماء Vapor Pressure Deficit — فى النباتات — فى حالات معاملات الرى المختلفة؛ وبذا.. أمكنهم استخدام ΔT – بكفاءة — فى تقييم القدرة النسبية على تحمل ظروف الجفاف فى البطاطس.

وقد وُجد أن مقاومة النباتات لجذبها من التربة ترتبط جوهريًّا مع محصول الدرنات فى ظروف شدِّ الجفاف المعتدل (r = ٠,٥٦٩)؛ بما يُفيد أن اختبار القوة التى تلزم لجذب النباتات يمكن أن يُساعد فى انتخاب التراكيب الوراثية المتحملة للجفاف مع المحصول العالى (Ekanayake & Midmore ١٩٩٢).

فسيولوجى الضرر والتحمل

أظهرت سلالات من *S. tuberosum* ssp. *andigena* تباينًا فى القدرة على التأقلم الفسيولوجى أو التأقلم على التعرض المتكرر لشدِّ الجفاف، متمثلاً فى سرعة استعادة عملية البناء الضوئى بعد الشد، وكان أسرعها استعادة للبناء الضوئى — بعد دورة واحدة من التعرض لشدِّ الجفاف — السلالة VTSA01، وهى التى حافظت على تلك القدرة فى دورات الشدِّ التالية. هذا.. بينما لزمت السلالة VTSA03 دورتين من شدِّ الجفاف لكى تحافظ على القدرة على تحمل الشد فيما بعد (Watkinson وآخرون ٢٠٠٦).

وقد وُجد أن معدل صافى البناء الضوئى يرتبط جوهريًّا مع كل من تركيز النيتروجين بالأوراق ودليل المحتوى الكلوروفيلى. وتبين أن تباينات السلالات الخضرية فى كفاءة استخدام المياه ترجع أساسًا إلى التباين فى صافى معدل البناء الضوئى، وهى التى — بدورها — تتأثر بأيض النيتروجين فى النبات. كما بدا أن دليل المحتوى الكلوروفيلى يُعد أداة فعالة لتقدير صافى معدل البناء الضوئى، ومن ثم تقدير كفاءة استخدام المياه (Topbjerg وآخرون ٢٠١٤).

ويُستدل من الدراسات التى أجريت على استجابات البطاطس للجفاف أن الضرر الذى يقع على جودة الدرنات جراء نقص الرطوبة الأرضية يكون مرده إلى تكون العناصر

النشطة فى الأكسدة ROS، وهى التى تحد من نشاط الإنزيمات المضادة للأكسدة. وفى البطاطس يزداد تحت ظروف الجفاف نشاط إنزيمات الـ peroxidase، والـ superoxide dismutas، والـ catalase التى تحمى النباتات من شدِّ الأكسدة (Boguszewska وآخرون ٢٠١٠).

مصادر التحمل

تعد البطاطس من المحاصيل الحساسة للجفاف؛ بسبب عدم تعمق نموها الجذرى. وقد دُرست المقاومة للجذب من التربة لنباتات ٢٥٠ تركيبًا وراثيًّا من البطاطس، وذلك بعد ٤٥ يومًا من الزراعة، وكذلك كمية المحصول عند الحصاد، وعلاقة المقاومة للجذب بالمحصول تحت ظروف شدِّ الجفاف. ولقد وجدت اختلافات جوهرية بين قوة الجذب وكل من طول الجذور، والوزن الجاف لكل من الجذور التى تم جذبها وتلك التى تبقت فى التربة، وارتفاع النبات، وعدد السيقان، وكذلك — فى حالة ٧ تراكيب وراثية — مع وزن الدرنات والدرينات وأعدادها. تراوح التباين فى مقاومة الجذب بين التراكيب الوراثية من صفر إلى ٣٧ كجم/نبات. وكانت مقاومة الجفاف (كقدرة عالية على إنتاج محصول الدرنات وقوة جذب تحت ظروف شدِّ الجفاف فى السلالتين Huinkul، و MS-35-22.R) متفوقة على تلك الخاصة بسلالة الكنترول LT-7 العالية المحصول، بينما تأكد وجود مستوى متوسط من مقاومة الجفاف فى السلالات BR63.15، و Cruz 27، و Haille، و MEX-21. ووجد ارتباط جوهرى (r = ٠,٥٦٩) بين محصول الدرنات وقوة الجذب فى ظروف الجفاف المعتدل؛ بما يعنى أن قوة الجذب يمكن استخدامها فى المساعدة على انتخاب التراكيب الوراثية العالية المحصول والمقاومة للجفاف (Ekanayake & Midmore ١٩٩٢).

كما وجد أن سلالتا البطاطس 95C، و 125B كانتا الأكثر تحملاً للجفاف من بين ٦ تراكيب وراثية تمت دراستها، كما تبين أن صفتا فلورة كلوروفيل أ، وحرارة النمو الخضرى يمكن الاعتماد عليهما فى الانتخاب لتحمل الجفاف فى البطاطس (Ranalli وآخرين ١٩٩٧).

كذلك وجد أن أصناف البطاطس Savalan، و Caesar، و Kennebec كانت الأعلى محصولاً كليًّا ومحصولاً صالحًا للتسويق، والأكثر كفاءة فى استعمال المياه والأعلى فى دلائل تحمل الشدِّ تحت ظروف شدِّ الجفاف المعتدل والشدِّ الشديد عن أربعة غيرها من أصناف البطاطس (Hassanpanah ٢٠١٠).

وقد قيم ٩١٨ صنفًا وسلالة من البطاطس، من تلك التى يحتفظ بها مركز البطاطس الدولى فى ليما ببيرو، تضمنت أصولاً وراثية، وأصنافًا محسنة، وسلالات محلية، وذلك لتحمل الجفاف. وقد شملت السلالات المحلية مدخلات من الأنواع: *S. ajanhuiri*، و *S. curtilobum*، و *S. juzepczukii*، بالإضافة إلى مجموعات الـ Andean الصنفية: Andigenum، و Chaucha، و Goniocalyx، و Phureja، و Stenotomum. ولقد أظهرت الدراسة أن تلك المجموعات الصنفية والأنواع المتضاعفة كانت أكثر تحملاً للجفاف عن الأنواع الثنائية التضاعف (Cabello وآخرون ٢٠١٢).

تحمل شد الملوحة

طريقة التقييم

أمكن التمييز بسهولة وخلال فترة وجيزة بين سلالات البطاطس المتحملة للملوحة والسلالات الحساسة لها، وذلك بمعاملتها لمدة ٣٠ يومًا بدءًا من مرحلة وضع الدرنات بالرى بمحلول ملحى بتركيز ١٠٠–١٥٠ مللى مول كلوريد صوديوم فى مزرعة رملية. استخدم فى هذه الدراسة مجموعة من السلالات الثنائية التضاعف المعروفة بتباينها فى تحمل الملوحة. وقد وُجد أن الاختلافات فى تحمل الملوحة اقترنت بتغيرات فى النمو الخضرى والمحتوى المائى بدرجة أكبر من التغيرات فى الوزن الجاف للنموات الخضرية أو الجذور. ووجد ارتباط موجب بين تحمل محصول الدرنات للشدِّ الملحى والفترة التى تلزم لحين اكتمال تكوين الدرنات (Shatrian وآخرون ٢٠٠٨).

ومن بين الصفات التى استخدمت فى قياس مدى تحمل الملوحة فى البطاطس والأنواع البرية القريبة منها: القدرة على البقاء، والنمو النسبى لكل من المجموع

الخضرى والجذور، والوزن الطازج لكل منهما، وطول النبات، ومساحة الورقة، والمحتوى الرطوبى.

أمكن انتخاب سلالات من مزارع متوك ثابتة فى تحملها للملوحة حتى تركيز ٠,٦٪ كلوريد صوديوم فى بيئة الزراعة (El-Aref وآخرون ١٩٩٨ أ)، ويعتقد بأن تلك التباينات المنتخبة حدثت نتيجة انعزالات جينية ولم تكن نتيجة لحدوث طفرات (El-Aref وآخرون ١٩٩٨ب).

مصادر التحمل

يعد النوع *Solanum kurzianum* مصدرًا لتحمل الملوحة يمكن أن يستخدم فى تربية البطاطس لهذا الغرض (Sabbah & Tal ١٩٩٥).

كما وجد أن أصناف البطاطس 79029، و Kangsu 53، و Cip 24 كانت الأكثر تحملاً لظروف الملوحة العالية فى الأراضى الصودية الملحية (Kang وآخرون ١٩٩٥).

التوافق مع ظروف وطرق الإنتاج

التأقلم على الفترة الضوئية

تحتاج البطاطس — من تحت النوع *S. tuberosum* ssp. *andigena* المزروع فى أمريكا الجنوبية — إلى نهار قصير لتكوين الدرنات. أما البطاطس التجارية *S. tuberosum* ssp. *tuberosum*.. فإنها تبكر بتكوين الدرنات فى النهار القصير، بينما يمكنها إنتاج الدرنات فى النهار الطويل؛ لذا.. فإنه ينظر إليها على أنها محايدة بالنسبة للفترة الضوئية اللازمة لوضع الدرنات. وقد أنتج التهجين بينهما نسلاً وسطًا فى احتياجاته من الفترة الضوئية لتكوين الدرنات، مع سيادة قليلة لصفة الحاجة إلى النهار القصير (Howard ١٩٦٩).

هذا.. وتُعد معظم أنواع البطاطس قصيرة النهار بالنسبة لتكوين الدرنات، حيث يكون تكوينها للدرنات قليلاً أو معدومًا فى ظروف النهار الطويل. وبالمقارنة فإن Group

Tuberosum — التى حدث الانتخاب لها من Group Andigena القصيرة النهار فى ظروف النهار الطويل بغرب أوروبا — تعد محايدة للفترة الضوئية (عن Tarn وآخرين ١٩٩٢).

تحمل مبيدات الحشائش

يجب أن يؤخذ فى الحسبان عند التربية لتحمل مبيدات الحشائش احتمال النقص فى المحصول الذى قد يكون صفة موروثة فى بعض الحالات. فمثلاً.. يرتبط تحمل الترايازين triazine بتحورات قليلة فى بروتينات البلاستيدات الخضراء التى تدخل فى عملية البناء الضوئى، وهى التى — بدورها — تؤثر فى تدفق الإليكترونات أثناء البناء الضوئى. ولقد وُجد أن لفت الزيت المتحمل للترايازين يقل محصوله عن لفت الزيت غير المتحمل.

ويعد المتريبوزين metribuzin من أكثر مبيدات الحشائش استعمالاً فى إنتاج البطاطس، وقد تبين وجود تباينات وراثية كبيرة بين الأصناف فى تحمله، وأوضحت الدراسات الوراثية تحكم جين واحد فى صفة التحمل، أُعطى الرمز me (De Jong ١٩٨٣).

ومن أهم الأصناف التى تتحمل المتريبوزين بدرجة عالية كلاً من:

Bannock Russet	Alturas
Gem Russet	Chipeta
Ranger Russet	IdaRose
Russet Norkatoh	Russet Burbank
Umatilla Russet	Sangre
	Yukon Gold

ولقد أعطت تقنيات الهندسة الوراثية دفعة قوية لإنتاج الأصناف المتحملة لمبيدات الحشائش، مثلما حدث فى التربية لتحمل الجلوفوسينيت glufosinate.

فقد أمكن تحويل أصناف البطاطس Desireé، و Atlantic ، و Norland و Superior وراثيًّا بالجين bar الخاص بمقاومة مبيد الحشائش Basta (الذى يحتوى على glufosinate)

والمسئول عن تمثيل الإنزيم phosphinothricin acetyltransferase. وقد أظهرت النباتات المحولة وراثيًّا تحملاً للمبيد بينما ماتت نباتات الكنترول المعاملة فى خلال سبعة أيام (Choi وآخرون ١٩٩٤).

كما أمكن تحويل صنف البطاطس Lemhi Russet وراثيًّا بالجين bxn الخاص بالمقاومة لمبيد الحشائش bromoxynil، والذى يُشفر لتمثيل الإنزيم nitrilase الخاص بالبروموكسنيل (Eberlein وآخرون ١٩٩٨). كذلك أمكن الاستفادة من التهجين الجسمى بين *S. nigrum* و *S. tubersum* فى نقل صفة تحمل الترايازين من *S. nigrum* (عن Tarn وآخرين ١٩٩٢).

تحمل نقص النيتروجين وكفاءة استخدامه

أُجرى تقييم شمل عددًا من أنواع البطاطس البرية لكفاءة استخدام النيتروجين وتبين أن سلالات النوع *S. chacoense* كانت الأعلى فى تراكم الكتلة البيولوجية وفى كفاءة امتصاص النيتروجين، وقد تكون هى أفضل المصادر للتربية لتحسين كفاءة استخدام النيتروجين (Errebhi وآخرون ١٩٩٩).

كما أُجرى تقييم شمل ٢٠ صنفاً من البطاطس لتحمل نقص النيتروجين فى مزرعة مائية تحتوى على مستوى منخفض قدره ٠,٠٥ مللى مول نترات — مقارنة بالمستوى الكافى وهو ٧,٥ مللى مول نترات — ووجدت صفة التحمل (إنتاج أعلى قدر من الوزن النباتى الكلى الجاف) فى الأصناف Norland، و Raritan، و Nipigon، و Langlade، وذلك مقارنة بالأصناف التى كانت حساسة لنقص النيتروجين، وهى: Eramosa، و Carleton، و Epicure (Xie وآخرون ٢٠١٨).

مصادر إضافية

من المصادر الإضافية التى يمكن الرجوع إليها لمواضيع هذا الفصل، ما يلى:

Levy & Veilleux (٢٠٠٧): بخصوص التربية لتحمل الملوحة والحرارة العالية.

Vayda (١٩٩٤): بخصوص تحمل شد الحرارة العالية، والتجمد، والجفاف.

Monneveux وآخرون (٢٠١٤): بخصوص جهود التقييم لتحمل شد الجفاف والحرارة.

الفصل الثامن

التربية لتحسين المحصول وصفات الجودة

إن الصفات التى يرغب المربى فى جمعها معًا فى الصنف المستهدف من التربية يكون عددها كبير جدًّا إلى درجة يستحيل معه جمعها فى صنف واحد نظرًا للضخامة الكبيرة جدًّا لعدد الانعزالات التى ينبغى زراعتها وتقييمها. ولذا.. يتعين على المربى أن يُفاضل بين الصفات الأساسية التى يتحتم تواجدها والصفات التى قد يمكن إهمالها؛ فعادة.. لا يحصل المربى على أكثر من صنف واحد من بين كل ١٠٠٠٠٠ بادرة يقوم بزراعتها. ونظرًا لأن الصنف الجديد يجب أن يتميز عن الصنف القياسى فى صفة واحدة على الأقل — دون أن يكون أسوأ منه فى صفات أخرى — فإنه يتعين التوجه نحو تحسين الأصناف المقبولة والمستخدمة فى الزراعة بالفعل، وأن يكون الهدف هو إنتاج صنف يُناسب أهداف محددة أو للزراعة فى ظروف معينة.

التربية لتحسين المحصول

يُعد المحصول هو الهدف الرئيسى فى معظم برامج تربية البطاطس، كما أن المحصول الصالح للتسويق يُعد أهم من المحصول الكلى، علمًا بأن الأصناف تتباين كثيرًا فيما تنتجه من محصول كلى ومحصول صالح للتسويق.

ومن أهم مكونات المحصول عدد الدرنات ووزن الدرنة.

ومن المهم أن المحصول المنتج يكون ثابتًا فى الظروف البيئية المتباينة.

هذا.. وصفة المحصول تورث كميًّا.

إن المحصول هو محصلة لعديد من الصفات؛ فهو يتأثر بكثير من الصفات الأخرى للنبات؛ مثل: مدى تأقلمه مع الظروف البيئية السائدة (مثل الفترة الضوئية، وطول موسم النمو)، ومدى تحمله للظروف البيئية القاسية، ومدى مقاومته للآفات الهامة.. إلخ، إلا أننا نعنى بالمحصول — فى هذا المقام — القدرة الإنتاجية للنبات تحت الظروف المثلى للنمو.

ولقد أوضحت الدراسات الوراثية — التى استخدمت فيها البذور الحقيقية — أن صفة المحصول تتأثر — فقط — بالتباين غير الإضافى للجينات. وبالرغم من ذلك.. كانت درجات التوريث المقدرة لبعض صفات مكونات المحصول — مثل عدد الدرنات بالنبات وحجم الدرنات — عالية نسبيًّا. وقد خلص الباحثون إلى إمكان تحسين محصول البطاطس بالانتخاب للصفات الأخرى ذات درجات التوريث المرتفعة؛ مثل حجم الدرنة (Thompson وآخرون ١٩٨٣).

ويراعى — فى هذا الشأن — انتخاب النباتات التى تضع العدد المناسب من الدرنات بالحجم المناسب. فقد يضع النبات عددًا كبيرًا من الدرنات، إلا أنها تكون صغيرة الحجم لا تصلح للاستهلاك، أو قد يضع عددًا قليلاً من الدرنات، إلا أنها تكون أكبر حجمًا من اللازم؛ لذا.. يلزم دائمًا • عند إجراء التلقيحات — ألا تكون بين أصناف أو سلالات تضع أعدادًا كبيرة من الدرنات الصغيرة، وإلا اضطر المربى إلى استبعاد نسبة كبيرة من النسل؛ لأن درناته تكون أصغر مما ينبغى؛ بسبب الزيادة الكبيرة فى أعدادها.

العوامل الموروثة المؤثرة فى كمية المحصول

توجد بعض الأمور التى يتعين أخذها فى الحسبان عند التربية لتحسين المحصول نظرًا لتأثره بها.

من ذلك أن طبيعة النمو النباتى قد يكون لها تأثير غير مباشر فى المحصول. وتعد صفة النمو الطبيعى سائدة على صفة النمو المفترش Prostrate، ويتحكم فيها ٣ أزواج — على الأقل — من العوامل الوراثية (عن Howard ١٩٦٩).

ومن الضرورى استبعاد كل الأنسال التى تظهر بها عيوب واضحة، مثل: العيون العميقة، وتشققات النمو، والبروزات knobs، والنمو الثانوى، وعدم انتظام النمو، والقلب الأجوف، والتحلل الداخلى، والبقع السوداء، والتلون الداخلى.

وجدير بالذكر أن المحصول يعتمد على فترة بقاء النبات حتى اكتمال نموه؛ فالأصناف المتأخرة غالبًا ما تكون أعلى محصولاً عن نظيراتها المبكرة. ولذا.. فإن الصنف الجديد يجب أن يكون محصوله مماثلاً لمحصول الأصناف الأخرى من نفس مجموعته (مبكرة أو

متوسطة، أو متأخرة). كذلك فإن التباين فى موعد الحصاد يُسهم فى إطالة فترة التسويق لكل من التصنيع والاستهلاك الطازج، بينما يكون محصول الأصناف المتأخرة عاليًا، ويمكن تسويقه من المخازن (Douches & Jastrzebski ١٩٩٣).

ويُعد التبكير أمرًا هامًّا فى المناطق التى يكون فيها موسم النمو قصيرًا، ويمكن باستخدام تلك الأصناف زراعة عروتين أو أكثر فى السنة. وتُعد الأصناف المبكرة اقتصادية فى استهلاكها لماء الرى. وتميل الأصناف المبكرة إلى الإفلات من الإصابات ببعض الحشرات. كما قد يتجنب التبكير فى الحصاد التعرض للصقيع.

وعادة ما يكون إزهار الأصناف المبكرة أكثر غزارة عن إزهار الأصناف المتأخرة (عن Poelham & Sleper ١٩٩٥).

ويتوقف محصول البطاطس — إلى حد كبير — على المدة التى تلزم لحين نضج الدرنات، والقاعدة العامة هى أنه كلما تأخر الحصاد ازداد المحصول؛ لذ.. فمن الضرورى أن يحدد المربى — سلفًا — درجة التبكير أو التأخير فى النضج التى يريدها فى الصنف الجديد.. علمًا بأنه لا يشترط أن تكون الأصناف المبكرة مبكرة النضج، بل إن المعيار هو إنتاج محصول اقتصادى مربح مبكرًا فى بداية الموسم. ومع ذلك.. فهناك من الأصناف المبكرة ما تنضج درناتها مبكرًا. هذا.. إلا أن جميع الأصناف المتأخرة تكون متأخرة النضج، ولا يمكنها إنتاج محصول اقتصادى مربح مبكرًا فى بداية الموسم.

تدل الدراسات الوراثية على أن موعد النضج يعتمد على عدد من الجينات، وأن الأصناف خليطة فى معظم هذه الجينات؛ لذا.. فإن نسبة الانعزالات المبكرة لا تزيد على ٦٠٪ فى التلقيحات بين الأصناف أو السلالات المبكرة وبعضها البعض، وتكون فى حدود ٢٠٪ فى التلقيحات بين الأصناف المبكرة والمتأخرة.

يتأثر محصول الدرنات بكل من عدد الدرنات/نبات ووزن الدرنة. ويتراوح عدد الدرنات/نبات بين ٣، و١٠ علمًا بأن كل ساق أرضية تُنتج حوالى ثلاث درنات. ويوجد ارتباط عال بين عدد الدرنات وعدد سيقان النبات، بينما توجد علاقة سلبية بين عدد السيقان/نبات، وعدد الدرنات/ ساق.

وعند الانتخاب لتحسين محصول الدرنات يجب أن يؤخذ فى الحسبان الاستجابة للفترة الضوئية؛ فالعلاقة بين الفترة الضوئية والبطاطس متشعبة. فنجد عمومًا أن النمو الخضرى يناسبه النهار الطويل والحرارة المعتدلة، ونمو السيقان الأرضية (المدادات stolons) يناسبها النهار الطويل الدافئ، بينما يُناسب محصول الدرنات النهار الطويل لتحفيز النمو الخضرى على أن يعقبه نهار قصير لتنشيط وضع الدرنات. ولمقدار النمو الخضرى الموجود تأثير قوى على محصول الدرنات حتى دليل مساحة ورقية leaf area index مقداره ٣، وبعد ذلك يقل الارتباط بين محصول الدرنات والمساحة الورقية.

يتأثر شكل الدرنة — كذلك — بطول الفترة الضوئية، حيث تُنتج أكبر الدرنات حجمًا فى ظروف النهار الطويل، إلاّ أن الدرنات الناعمة المتجانسة النمو تُنتج فى ظروف النهار القصير.

وعمومًا.. تتباين أصناف وأنواع البطاطس فى استجابتها للفترة الضوئية، ويورث التفاعل مع الفترة الضوئية كصفة كمية (عن Poelham & Sleper ١٩٩٥).

وأيًّا كانت الصفات التى ترتبط بالمحصول بصورة غير مباشرة.. فإن القدرة على تثبيت غاز ثانى أكسيد الكربون فى النبات تعد أكثر الصفات التى لها ارتباط مباشر بالمحصول. وفى هذا المجال.. وجد Dwelle وآخرون (عن Dwelle ١٩٨٥) اختلافات كبيرة بين أصناف البطاطس فى معدل البناء الضوئى، وأمكنهم التعرف على عديد من الأصناف المتفوقة فى تلك الصفة. وبدراسة هذه الأصناف.. تبين أن بعضها كان ذا قدرة عالية على تثبيت غاز ثانى أكسيد الكربون من خلال السطح العلوى للأوراق (مثل الصنف Lemhi Russet)، بينما تفوق بعضها الآخر فى تثبيت الغاز من خلال السطح السفلى للأوراق (مثل السلالة الخضرية A6948-4). وبتقليحهما معًا.. أمكن التعرف — فى النسل — على كل الانعزالات الوراثية الممكنة بالنسبة للقدرة العالية أو المنخفضة على ثبيت غاز ثانى أكسيد الكربون من خلال أحد سطحى الورقة أو كليهما، وكان من بينها سلالات قليلة ذات قدرة عالية على تثبيت الغاز من كلا سطحى الورقة، إلا أنها لم تكن جميعها عالية المحصول؛ نظرًا لأن بعضها وجهت الزيادة الكبيرة فى الغذاء المجهز نحو إنتاج نمو خضرى غزير، بينما كان محصول درناتها متوسطًا.

ويستدل من مختلف الشواهد على حدوث ظاهرة قوة الهجين فى محصول البطاطس عندما تكون التهجينات بعيدة؛ فالبطاطس — كما سبق أن أوضحنا — خلطية التلقيح، وتتعرض للتدهور فى قوة النمو عند إخضاعها للتربية الداخلية، فضلاً على أن الأصناف التجارية ذات خلفية وراثية ضيقة. وقد ظهرت قوة الهجين عند إجراء تهجينات بين تحت نوعى البطاطس *andigena*، و *tuberosum*. كما يزيد المحصول فى أصناف البطاطس التى أُنتجت من تلقيحات بعيدة؛ مثل تلك التى أنتجت من تلقيح أصناف أوروبية مع أصناف أمريكية، أو أصناف البطاطس *S. tuberosum* ssp. *tuberosum* مع النوع *S. demissum*.

وقد وُجد أن حاصل ضرب معدل البناء الضوئى فى المساحة الورقية يرتبط مع المحصول النهائى؛ مما حدا باتخاذ هاتين الصفتين دليلاً للانتخاب للمحصول العالى.

ووُجد أن الاختلافات فى الاستقبال الضوئى الكلى المتجمع بين الأصناف يرجع أساسًا إلى اختلافها فى موعد شيخوخة النمو الخضرى. واتسمت الأصناف المتأخرة بانخفاض دليل الحصاد فيها، وزيادة محتوى درناتها من المادة الجافة، لكن لم يلاحظ وجود علاقة بين التأخير فى اكتمال التكوين وكفاءة استقبال الضوء الساقط.

وقد تميزت صفتا الاستقبال الضوئى الكلى المتجمع ومحتوى المادة الجافة بالدرنات بدرجة توريث عالية؛ بما يسمح بالتربية لهما. وجدير بالذكر أن صفة الكثافة النوعية لا تُظهر سوى القليل من التفاعل بين التركيب الوراثى والبيئة.

ولقد وجد أن البداية المبكرة للنمو الدرنى صفة سائدة على البداية المتأخرة وأن زيادة معدل دليل الحصاد تورث كصفة مضيفة (عن Tarn وآخرين ١٩٩٢).

ويفضل أن تكون النباتات قوية النمو وقائمة ومفتوحة، كما أن الإنبات يجب أن يكون متجانسًا وسريعًا نسبيًّا. ويجب أن تكون المدادات متوسطة الطول إلى قصيرة، كما يجب أن تُعطى درناتها بعمق مناسب يُجنبها الإخضرار الذى يسببه التعرض للأشعة الشمسية.

وتُعد فترة السكون المناسبة ضرورية للقدرة التخزينية الجيدة، إلاّ إنها لا يجب ألاّ تكون شديدة القوة حتى لا تعيق الإنبات إذا ما استخدمت الدرنات كتقاوٍ. وتورث فترة السكون كصفة كمية، مع توفر تباينات كبيرة بين الأصناف التجارية والسلالات والأنواع البرية فى تلك الصفة.

الطرز المورفولوجية لأصناف البطاطس

تُقسم أصناف البطاطس إلى أربعة طُرز حسب مظهر درناتها (الشكل واللون): طويلة وبجلد خشن russet skin، وطويلة وبجلد أبيض، وكروية وبجلد أبيض، وكروية وبجلد أحمر. وتوجد طُرز خاصة، منها ذات اللُب الأصفر، وذات الجلد القرمزى. هذا.. ولا يوجد ارتباط — عادة — بين الصفات الداخلية للدرنات ولون جلدها أو شكل درناتها. ويُبين جدول (٨-١) أهم أصناف البطاطس التى انتشرت فى الزراعة فى الولايات المتحدة من كل طراز حتى أواخر القرن العشرين.

التعريف بصفات الجودة فى درنات البطاطس وأهميتها

تقسيم صفات الجودة

يمكن تقسيم صفات جودة درنات البطاطس التى يتحكم فيها عوامل وراثية إلى ثلاث مجموعات، كما يلى:

١- صفات بيولوجية، وتشمل البروتينات، والمواد الكربوهيدراتية، والفيتامينات، والعناصر، وانخفاض محتوى الجليكوألكالويدات السامة.

٢- صفات التذوق، وتشمل الطعم، والقوام، واللون.

٣- الصفات التصنيعية، وتشمل الشكل، والحجم، ومحتوى المادة الجافة، واكتساب الطعم الحلو عند التخزين البارد، وامتصاص الزيت، وجودة النشا (Carputo وآخرون ٢٠١٠).

جدول (٨–١): أهم أصناف البطاطس التى انتشرت فى الزراعة فى الولايات المتحدة حتى أواخر القرن العشرين (عن Douches & Jastrzebski ١٩٩٣).

الصنف	سنة الإنتاج	طراز الدرنة	موسم النمو	الاستعمال الاساسى	نسبة مساحة إنتاج التقاوى
Russet Burbank	١٨٧٦	طويل وخشن	متأخر	تجميد وطازج	٣٧,٥
Norchip	١٩٦٨	كروى وأبيض	متوسط	الشبس	١٠,٧
Atlantic	١٩٧٦	كروى وأبيض	متوسط التأخير	الشبس	٧,٨
Russet Norkotah	١٩٨٧	طويل وخشن	متوسط	طازج	٧,٨
Superior	١٩٦١	كروى وأبيض	مبكر	طازج	٤,٩
Norland	١٩٥٧	كروى وأحمر	مبكر	طازج	٣,٨
Shepody	١٩٨٠	طويل وأبيض	متوسط التأخير	تجميد	٢,٨
Kennebec	١٩٤٨	كروى وابيض	متوسط التأخير	طازج والشبس	٢,٧
Centennial Russet	١٩٧٦	طويل وخشن	متوسط التأخير	طازج	٢,٠
Red LaSoda	١٩٥٣	كروى وأحمر	متأخر	طازج	١,٨
Monona	١٩٦٤	كروى وأبيض	متوسط التأخير	الشبس	١,٨
Norwis	١٩٨٩	كروى وأبيض	متأخر	طازج والشبس	١,٤
Red Pontiac	١٩٤٩	كروى وأحمر	متأخر	طازج	١,٤
Katahdin	١٩٣٢	كروى وأبيض	متأخر	طازج	١,٣
Rueset Nugget	١٩٨٨	بيضاوى وخشن	متأخر جداً	تجميد وطازج	١,٢
Frontier Russet	١٩٩٠	طويل وخشن	متوسط التأخير	تجميد وطازج	١,٢
Ontario	١٩٤٦	كروى وأبيض	متأخر جدًا	طازج	١,٠
LaRouge	١٩٦٢	كروى وأحمر	متوسط التأخير	طازج	٠,٩
Sangre	١٩٨٢	كروى وأحمر	متوسط التأخير	طازج	٠,٨
Norgold Russet	١٩٦٤	مطاول وخشن	متوسط	طازج	٠,٧
Gemchip	١٩٨٩	كروى وأبيض	متوسط التأخير	الشبس وطازج	٠,٧
HiLite Russet	١٩٨٧	طويل وخشن	متوسط	طازج	٠,٦
White Russet	١٨٩٣	طويل وأبيض	متأخر	طازج	٠,٥
Onaway	١٩٥٦	كروى وأبيض	مبكر	طازج	٠,٥
Shasta	١٩٨٩	طويل وأبيض	متأخر	تجميد	٠,٥
Showden	١٩٩٠	كروى وأبيض	متأخر	الشبس	٠,٥
Norking Russet	١٩٨٥	طويل وخشن	متوسط التأخير	تجميد وطازج	٠,٥
Viking	١٩٦٣	كروى ومتأخر	متوسط التأخير	طازج	٠,٣

العلاقات بين صفات الجودة واستعمالات الدرنات

نُبين فى جدول (٨–٢) العلاقة بين كلٍّ من الكثافة النوعية ونسبة المواد الصلبة الكلية وبين قوام الدرنات واستعمالاتها.

كما نُبين فى جدول (٨–٣) مدى أهمية صفات الجودة فى كلٍّ من بطاطس التصنيع وبطاطس الاستهلاك الطازج.

جدول (٨–٢): العلاقة بين كلٍّ من الكثافة النوعية ونسبة المواد الصلبة الكلية وبين قوام الدرنات واستعمالاتها (عن **Douches & Jastrzebski ١٩٩٣**).

الكثافة النوعية	المواد الصلبة الكلية [٪]	القوام	أفضل استعمال
أقل من ١,٠٦٠ (شديدة الانخفاض)	< ١٦,٠	رطب	السلطات — التعليب – القلى
١,٠٦١ — ١,٠٧٠ (منخفضة)	١٦,٠ — ١٨,١	رطب	السلطات — السلق — التعليب – القلى
١,٠٧١ — ١,٠٨٠ (متوسطة)	١٨,١ — ٢٠,٢	شمعى	السلق — الهرس — الشبس — القلى
١,٠٨١ — ١,٠٩٠ (عالية)	٢٠,٢ — ٢٢,٣	دقيقى — جاف	الفرن — التحمير — الشبس— التعليب
< ١,٠٩٠ (عالية جدًّا)	< ٢٢,٣	دقيقى جدًّا وجاف	الفرن — التحمير — تميل للشبس إلى التكسر

جدول (٨–٣): مدى أهمية صفات الجودة فى كل من بطاطس التصنيع وبطاطس الاستهلاك الطازج (عن **Dale & Mackay ١٩٩٤**).

الصفة	للتصنيع	للاستهلاك الطازج
تشوهات الدرنات ↓	عالية	عالية
الأضرار الخارجية ↓	متوسطة	عالية
الأضرار الداخلية ↓	عالية	متوسطة
الجليكوألكالويدات ↓	عالية	عالية
الإخضرار ↓	عالية	عالية
القيمة الغذائية ↑	عالية	عالية
التلون الداكن بعد الطهى ↓	متوسطة	عالية
القوام ↑	متوسطة	متوسطة
التلون البنى الإنزيمى↓	عالية	متوسطة
محتوى السكر↓	عالية	منخفضة
المادة الجافة ↑	عالية	منخفضة
المذاق ↑	متوسطة	عالية

المصادر البرية لبعض صفات الجودة

إن من أهم المصادر البرية لبعض صفات الجودة، ما يلى (عن Carputo وآخرين ٢٠١٠).

الصفة	النوع البرى
عمل الشيبس بعد التخزين البارد مباشرة	*S. medians, S. okadae, S. pinnatisectum, S. raphanifolium, S. sogarandinum*
استعمالات طبية	*S. siparunoides, S. sisymbrifolium, S. stramonifolium, S. tuberosum*
محتوى عال من الكاروتينويدات	*S. phureja, S. stenotomum*
محتوىً عالٍ من النشا	*S. phureja, S. vernei*
محتوى عالٍ من حامض الأسكوربيك	*S. phureja, S. estoloniferum*

المصادر الطفرية لبعض صفات الجودة

تمكن Love وآخرون (١٩٩٦) من انتخاب خمس طفرات بعد معاملة ٢٠٠٠ عين مفصولة لجرعة ٣٥ Gy من أشعة جاما، شملت طفرتان للمظهر الجيد للدرنات، وطفرة لمقاومة بقع الخدوش السوداء، وطفرة للون الجيد للبطاطس المقلية، وطفرة خاصة بالكثافة النوعية.

وراثة بعض صفات الجودة

أُجرى تحليل QTLs لبعض صفات الجودة فى العشيرة 21-98 التى طورت من النوعين *S. verrucosum*، و *S. microdontum* لأجل مقاومة الندوة المتأخرة. ولقد وُجد فى هذه العشيرة QTLs مؤثرة فى صفات سكون الدرنات، وشكلها، وانتظام شكلها، وعمق عيونها، ولون لبها. وقد استُخدِمت الخريطة الوراثية التى صُممت لهذه العشيرة — لأجل تحديد مواقع QTLs لمقاومة الندوة المتأخرة — استخدمت تلك الخريطة فى تعليم الـ QTLs المؤثرة فى صفات جودة الدرنات. وكانت أبرز الـ QTLs على الكروموسوم 2 لصفة السكون، وعلى الكروموسوم 5 لصفة عمق العيون، والكروموسوم 4 لصفة لون اللب. والكروموسوم 2 لصفة شكل الدرنة، والكروموسوم 3 لصفة تجانس

شكل الدرنة. ولقد تأثرت جميع الصفات — كذلك بـ QTLs أخرى ثانوية (Sliwka وآخرون ٢٠٠٨).

وقدم Dale & Mackay (١٩٩٤) عرضًا لوراثة صفات الجودة فى كل من بطاطس الاستهلاك الطازج والتصنيع.

كما أعطى Ortiz (١٩٩٨) قائمة مفصلة بوراثة صفات المقاومة لمختلف المسببات المرضية والآفات، وصفات الجودة، وصفات النبات والنمو والتطور، وصفات مزارع الأنسجة، وذلك كما دُرست فى مصادر برية متنوعة.

صفات الجودة الهامة فى أصناف التصنيع

إن الجزء الأكبر من أسواق بطاطس التصنيع خاص بالبطاطس المحمرة المجمدة، ولهذه الأسواق احتياجات شديدة الخصوصية؛ أولها أن تكون الدرنات كبيرة الحجم (أكبر من ٢٧٥جم)، وطويلة أو بيضاوية، وناعمة، وذلك لأجل الحد من الفاقد عند التقشير والتقطيع إلى شرائح. ويجب أن تكون درنات هذه الأصناف ذات محتوى عالٍ من المادة الجافة، وذات قوام دقيقى mealy. كذلك يجب أن تكون نسبة المادة الجافة عالية فى كل أجزاء الدرنة، بما يعنى أن منطقة النخاع pith يجب أن تكون ضيقة، مع عدم وجود فارق كبير فى نسبة المادة الجافة بين النخاع والقشرة cortex. ولكى تكون البطاطس المحمرة بلون ذهبى فإنها يجب أن تكون قليلة فى محتواها من السكريات المختزلة، ولكن ليس بنفس قدر قلة محتوى درنات أصناف الشبس.

أما أصناف الشبس فيجب أن تكون درناتها كروية أو بيضاوية ومتجانسة فى الحجم وأن يصل قطرها إلى ٧,٥ سم لتسهيل تعبئة المنتج المصنَّع. ونظرًا لأن محتوى الزيت يمكن أن يزيد فى الشبس عن ٤٠٪، فإن المحتوى العالى من المادة الجافة يُعد ضروريًا لتقليل استهلاك الزيت وتقليل التنقيط blistering. ويتطلب عدم دكنة لون الشبس ضرورة انخفاض محتوى الدرنات من السكريات المختزلة بشدة. وبالرغم من تفاوت مستوى السكريات المختزلة بتباين ظروف التخزين، فإنه لا يجب أن تزيد نسبتها عن ٠,٢٥٪ وقت التصنيع.

توجد أنواع مختلفة من المنتجات المجففة dehydrated. وعلى الرغم من عدم تربية أصناف خاصة لهذا الغرض فإن الدرنات المستخدمة لا يجب أن تكون ذا محتوى منخفض من السكريات المختزلة، وألاّ تصبح داكنة اللون بعد التجهيز، ويفضل ألاّ تتمزق خلاياها وأن يكون لنشا الدرنات صفات خاصة.

أما البطاطس المعدة للتعليب فإنها يجب أن تكون كروية أو بيضاوية وصغيرة (أقل من ٣٥ مم فى القطر)، وألاّ تنهار؛ ولذا يجب أن تكون ذا محتوى منخفض من المادة الجافة، وألاّ يظهر بها تلون داكن بعد الإعداد (عن Tarn وآخرين ١٩٩٢).

يُعتبر محتوى السكر بالدرنة أهم المكونات التى تؤثر فى جودة المنتج المصنع، نظرًا لارتباطه الوثيق بلون المنتجات. ويوجد ثلاثة أنواع رئيسية من السكريات فى درنات البطاطس، هى: السكروز، والجلوكوز، والفراكتوز. يسود السكروز — وهو سكر غير مختزل ذات اثنتى عشرة ذرة كربون — وقد يصل محتواه إلى ٩ مجم/جم من الدرنة أثناء نموها. يتحول هذا السكر إلى نشا أثناء نمو الدرنة ويجب أن ينخفض مستواه كثيرًا قبل الحصاد.

أما الجلوكوز والفراكتوز فهما سكريات مختزلة ذات ست ذرات كربون، ويبقى تركيزهما منخفضًا وثابتًا خلال فترة الحصاد. يؤدى تخزين الدرنات على حرارة تقل عن ٩–١٠°م — إلى إحداث زيادة كبيرة فى محتوى السكر بسبب تراكم السكروز، ثم تحوله إلى جلوكوز وفراكتوز. وتتفاعل مجموعات الألدهيد فى السكريات المختزلة — أثناء القلى — مع مجموعات الأمينو الحرة للأحماض الأمينية والبروتينات، بما يُعرف بتفاعل ميلارد Maillard؛ مما يسبب دكنة المنتجات. ومن بين أكثر المنتجات المصنعة شيوعًا — الشبس والبطاطس المحمرة — فإن الشبس يعانى أكثر من هذه المشكلة عن البطاطس المحمرة لأن السكريات السطحية بالأنسجة الطازجة للبطاطس المعدة للتحمير يمكن الوصول إليها بالماء.

هذا.. ويمكن إعكاس عملية تراكم السكريات فى المخازن المبردة بعملية التهيئة reconditioning بوضع الدرنات فى حرارة الغرفة (١٦–٢٢°م) لمدة ٢–٣ أسابيع. وكبديل

لتلك العملية فإنه يمكن تخزين البطاطس على ١٠ ْم، وهى الدرجة التى تعد حلاً وسطًا لتجنب التراكم الشديد للسكر فى الحرارة الأقل، والتزريع المبكر فى الحرارة الأعلى.

هذا.. وتتباين الأصناف فى تراكم السكر فيها لدى تخزينها فى حرارة منخفضة. وتزداد الصلاحية لإنتاج شبس بلون فاتح بعد التخزين فى حرارة منخفضة فى الأصناف القادرة على المحافظة على تركيز سكروز بالدرنات بما لا يزيد عن ٢,٥ مجم/جم، وعلى مستوى من السكريات المختزلة لا يزيد عن ٠,١٥٪ أثناء التخزين.

يجب إدخال أمرين فى الحسبان فى برنامج التربية لأصناف التصنيع التى تُخزن درناتها فى مخازن باردة. الأول هو مصدر للآباء المنخفضة فى السكر، والثانى هو المعرفة الوراثية للصفة بالإضافة إلى اتباع طريقة كفؤة ودقيقة للتقييم. وتُعد الأصناف غير المحسنة مصدرًا جيدًا للصلاحية للتصنيع بعد التخزين البارد. كما وجدت سلالات من *S. phureja*، و *S. andigena* تصلح لصناعة الشبس بعد التخزين البارد، كما كانت تستجيب جيدًا لمعاملة التهيئة، وقد أُدخلتا بالفعل فى برامج تربية لهذا الغرض.

ويعتقد بأن محتوى السكريات المختزلة واستجابتها لكل من حرارة التخزين المنخفضة والتهيئة تتحكم فيها نُظم وراثية مستقلة.

وقد وُجد أن صفة الاستجابة للتهيئة reconditioning يتحكم فيها زوجان من الجينات السائدة، مع ضرورة تواجد أحدهما لمنع حدوث الدكنة أثناء التصنيع.

وعندما أُجرى تلقيح بين سلالتين خضريتين منخفضتين فى محتواهما من السكريات المختزلة مع صنفين يستخدما فى صناعة الشبس.. أظهر انعزال العائلات جنوحًا نحو الآباء العالية فى محتوى السكريات المختزلة، ووجد بين الانعزالات نسبة منخفضة من الانعزالات قليلة المحتوى من السكريات المختزلة (عن Tarn وآخرين ١٩٩٤).

يُعتبر صنف البطاطس Lenape هو مصدر الكثافة النوعية العالية فى أصناف تصنيع الشبس الأمريكية. وقد توفر هجين ثنائى التضاعف طويل النهار (*Solanum phyreja-S. stenotomum*) ذات كثافة نوعية عالية، يُعد مصدرًا جديدًا لتلك الصفة.

ووجد أن درجة التوريث على النطاق العريض لكل من لون الشبس والكثافة النوعية فى تلك العشيرة ٠٫٦٨، و ٠٫٧٨، على التوالى، بينما كانت درجة التوريث على النطاق الضيق ٠٫٢٤، و٠٫٣٢ للصفتين، على التوالى. هذا.. ووجد أن الصفتين (لون الشبس الجيد والكثافة النوعية العالية) تتوفرا فى نحو ثُلث العشيرة؛ بما يعنى أنها يمكن أن تفيد فى تربية بطاطس رباعية التضاعف لأجل التصنيع (Haynes ٢٠٠٨).

ولقد وجد أن التأثيرات الإضافية تُسهم بقدر جوهرى فى التباين الإضافى فى لون رقائق الشبس فى بعض الأنواع الثنائية التضاعف من *Solanum* spp. كما أمكن التعرف على QTLs للتباينات فى لون الشبس؛ بما يسمح بتطبيق الانتخاب المُساعَد بالواسمات فى نقل هذه الجينات إلى البطاطس المزروعة (Douches & Freyre ١٩٩٤).

وفى دراسة شملت ٤٤ صنفًا من البطاطس أُنتجت منذ عام ١٨٧٦ وقيمت للتعرف على مدى جودة الشبس الذى يُصنَّع منها — علمًا بأنها أصناف استُعملت تاريخيًّا أو ربيِّت لأجل تصنيع الشبس — تبين أنه قد تحقق تقدم جوهرى فى إنتاج أصناف تتميز بجودة الشبس، وأن الصنف Lenape – الذى أُنتج عام ١٩٦٧ – كان علامة فارقة على الطريق فى هذا الشأن، وكان له اسهامات كبيرة فى برامج التربية لتحسين جودة الشبس. ومما لوحظ فى هذه الدراسة استمرار الزيادة فى نسبة المواد الصلبة بالدرنات ووجود اتجاه جوهرى نحو الانخفاض فى السكريات المختزلة والتحسن فى لون الشبس مع التأخر فى موعد النضج (Love وآخرون ١٩٩٨).

صفات الجودة الهامة فى أصناف الاستهلاك الطازج

إن الصفات التى يجب أن تتوفر فى أصناف التسويق الطازج fresh market تتضمن مجموعة من الصفات التى يجب أن تتوفر فى جميع الأصناف، ومجموعة أخرى من الصفات التى يجب أن تتوفر لكلٍ من أسواق خاصة.

أما الصفات العامة فتشمل جودة القوام والطعم وعدم سرعة التفكك والتسلخ والمظهر الجيد بما فى ذلك العيون السطحية، وغياب التلون البنى الإنزيمى ودكنة اللون بعد

الطهى. وتتطلب الأسواق بالمناطق المختلفة صفات بعينها تتعلق بلون اللب، ولون الجلد، وخشونة الجلد وشبكيته skin russeting، والشكل. أما أصناف المائدة المعدة للسلق أو للاستعمال كسلطة فيجب أن تكون منخفضة نسبيًّا فى محتواها من المادة الجافة، وأكثر فى محتواها الرطوبى، ومقاومة تماما للتفكك والتسلخ، ومقاومة بدرجة عالية لدكنة اللون بعد الطهى. أما الأصناف المعدة للطهى فى الفرن baking فإنها يجب أن تكون أقل فى محتواها الرطوبى وأكثر دقيقية فى قوامها. ومن الأسواق أيضًا ما تُستخدم فيه البطاطس وهى مقشرة مسبقًا prepeeled، وهى يجب ألا تتعرض للتلون البنى الإنزيمى (عن Tarn وآخرين ١٩٩٢).

القيمة الغذائية والطبية

يهتم مربى البطاطس بعديد من الصفات التى ترتبط بالقيمة الغذائية والطبية للدرنات. وإلى جانب المكونات الغذائية الرئيسية من بروتين وكربوهيدرات وفيتامينات ومعادن، وهى التى لها — كذلك — أهميتها الطبية، فإن الدرنات تحتوى على مكونات أخرى (phytonutrients) لها أهميتها الطبية المباشرة، مثل مضادات الأكسدة، وهى ما نتناولها بالشرح فى هذا المقام. أما المركبات الضارة بصحة الإنسان، ومن ثم يكون لها أهمية طبية كذلك — مثل الجليكوألكالويدات — فإننا نتناولها بالشرح تحت موضوع "العيوب والصفات التى لا يُرغب فيها"

هذا.. وجدير بالذكر وجود تداخل بين مختلف المكونات وبعضها البعض؛ حيث تُعد بعض الفيتامينات من مضادات الأكسدة، وبعض الـ phytonutrients لا تُعد من الفيتامينات، وبعض الصبغات تُعد من مضادات الأكسدة... وهكذا، الأمر الذى سيبدو واضحًا فى المناقشة تحت بعض العناوين التالية.

الكاروتبينويدات والأنثوسيانينات

تحتوى درنات البطاطس على كاروتينويدات من الزانثوفيلات zanthophylls فى لُبها. ومن أكثر الكاروتينويدات أهمية الليوتين lutein والزيانثين zeaxanthin لاشتراكهما

فى تركيب شبكية العين فى الإنسان، واللذان يتعين الحصول عليهما من الغذاء للمحافظة على صحة العين. وتحتوى درنات البطاطس خارج موطنها فى الأنديز وأمريكا الجنوبية على ٥٠–٣٥٠ ميكروجرام من مكافئات الزيازانثين/١٠٠ جم وزن طازج. أما البطاطس التى طُورِّت بواسطة المزارعين فى الأنديز — وخاصة مجموعة أصناف الـ Papa Amarilla — فإنها قد تحتوى على ٢٠٠٠ ميكروجرام/ ١٠٠جم وزن طازج. تُعد الزانثوفيلات من مضادات الأكسدة التى ترتبط بأغشية الخلايا. أما الأنثوسيانينات anthocyanins فهى تختلف تمامًا وتكون مسئولة عن اللون الأحمر إلى القرمزى فى الجلد واللب. والبطاطس التى من هذا الطراز تحتوى مكافئات سيانيدين cyanidin من ١,٥ مجم/١٠٠ جم وزن طازج فى الطرز ذات الجلد الملون واللب غير ملون إلى ٤٠ مجم/١٠٠ جم فى الطرز ذات الجلد الملون واللب كامل التلوين. تعد الأنثوسيانينات من مضادات الأكسدة القوية، وبعضها مضاد للالتهابات (Brown ٢٠٠٨).

وقد تباين محتوى درنات سلالات البطاطس من الأنثوسيانين بين ٩,٥، و٨٣ مجم/١٠٠ جم وزن طازج، ومن الكاروتينات الكلية بين ٣٥، و٧٩٥ ميكروجرام/١٠٠ جم وزن طازج حسب شدة اصفرار لب الدرنات (Brown وآخرون ٢٠٠٥).

وبدراسة محتوى درنات تسع سلالات بطاطس رباعية التضاعف ذات لب أبيض أو أصفر من مختلف الكاروتينات، ووجدت اختلافات جوهرية بينها فى محتواها من كل من: الزيازاثين zeaxanthin، والأنيثرازانثين antherazanthin، ومحتوى الكاروتينويدات carotenoids الكلى، كما وجدت تفاعلات بين البيئة والسلالات فى كل من: الزيازانثين، والانيثرازانثين، والفيولازانثين violazanthin، والنيوزانثين neozanthin، والليوتين lutein، و الكاروتينويدات الكلى. وقد قُدرت درجة التوريث على النطاق العريض بنحو ٠,٨٩ للزيوزانثين، و٠,٦٨ للأنثيروزانثين، و٠,٥١ للفيولازانثين، و٠,٥٨ للنيوزانثين، و ٠,٨٥ لليولتين، و٠,٩٦ للمحتوى الكاروتينى الكلى. وقد تراوح متوسط المحتوى الكاروتينى الكلى بين ١٠١، و ٥١١ ميكروجرام/١٠٠ جم وزن طازج، وكان المحتوى

الكاروتينى الكلى أعلى فى السلالة المنتخبة B2333-5 عما فى الصنف Yukon Gold (Haynes وآخرون ٢٠١٠).

ويبلغ تركيز الكاروتينات فى درنات أصناف البطاطس ذات الدرنات الصفراء اللون أكثر من ضعف التركيز فى الأصناف ذات الدرنات البيضاء. هذا.. إلاّ أن تركيز الكاروتينات فى بعض الأنواع ثنائية التضاعف من البطاطس يبلغ حتى ١٣ ضعف تركيزها فى الصنف Yukon Gold الذى يُعد من أكثر الأصناف الصفراء الدرنات شعبية فى الولايات المتحدة، وحتى ٢٢ ضعف تركيزها فى الأصناف ذات الدرنات البيضاء اللون. ولقد دُرست وراثة محتوى الكاروتينات فى تلقيحات بين سلالة رباعية التضاعف لون درناتها أصفر فاتح وثلاث سلالات ثنائية التضاعف تنتج حبوب لقاح ٢ ن، وذات محتوى كاروتينى عالٍ، ومتوسط، ومنخفض، ولب درناتها بلون أصفر داكن، ومتوسط الصفرة، وأبيض كريمى، على التوالى. وأظهرت النتائج أن السلالتين الثنائيتى المجموعة الكروموسومية ذواتا اللب الأصفر خليطتان فى الجين Chy2 الذى يحكم فى لون لب الدرنة الأصفر. ولوحظ وجود توزيع مستمر لتركيز الكاروتينات مع وجود أفراد عالية وأخرى منخفضة المحتوى الكاروتينى فى كل التلقيحات، والتى لم يكن بينها فروق جوهرية سواء فى تركيز الكاروتينات الفردية، أم فى تركيز الكاروتينات الكلية. ولقد قُدرت درجة التوريث على النطاق العريض بما مقداره ٠,٨١ لتركيز الكاروتينى الكلى، و٠,٧٧ لليوتين lutein، و ٠,٧٧ للزيازانثين zeaxanthin، و٠,٧٣ لكاروتينات الـ lycopene beta cyclase pathway، و ٠,٤٢ للنيوزانثين neozanthin، و ٠,٢١ للفيولازانثين violazanthin، و ٠,١٣ للأنيثرازانثين antherazanthin (Haynes وآخرون ٢٠١١).

وفى دراسة على عشيرتين ثنائيتى التضاعف من *S. tuberosum* Group Phureja .. أمكن التعرف على QTL واحدة فى كلتا العشيرتين لكنها لم تُفسر سوى قدر يسير من التباينات المظهرية فى صفة المحتوى الكاروتينى، و QTL أخرى رئيسية على الكروموسوم ٣ تفسر ٧١٪ من التباينات فى الشكل المظهرى، وكذلك QTL أخرى رئيسية على الكروموسوم ٩ تفسر حتى ٢٠٪ من تباينات الشكل المظهرى للصفة. وبينما بدا أن الـ QTL

على الكروموسوم ٣ كانت غالبًا آليل للجين المتحكم فى إنتاج الـ β-carotene hydroxylase، فإنه لم يمكن تحديد جينات لتمثيل الكاروتينويدات تقع فى جوار الـ QTL بالكروموسوم ٩ (Campell وآخرون ٢٠١٤).

وقد أمكن إنتاج سلالات محولة وراثيًّا من البطاطس بالجين *Erwinia* crtb الذى يُشفر للإنزيم phytoene synthase ، و بالجين *Escherichia coli* dxs الذى يشفر للإنزيم 1-deoxy-D-xylulose 5-phosphate synthase، وبالجين β-carotene ketolase (bkt-1) من الطحلب وحيد الخلية *Haematocococcus pluvialis*، وكان التحويل موجهًّا نحو التعبير فى بلاستيدات الدرنات لكل من هذه الجينات، وهى التى حورت من المحتوى الكاروتينى فى الدرنة. وقد احتوت السلالات المحولة وراثيًّا بالجين crtB على ستة أضعاف محتوى الكاروتينويدات فى السلالة الأصلية، فضلاً عن تراكم مستويات جوهرية من البيتاكاروتين فيها، وهو الذى لا يتواجد — طبيعيًّا — فى درنات البطاطس. وأدى تحويل درنات *S. tuberosum* spp. *phureja* (مجموعة Phureja) بالجين bkt1 إلى تراكم الكاروتينويد أستازانثين astaxanthin فيها، وهو الذى أكسب الدرنات لونًاورديًّا ضاربًا إلى البرتقالى (Morris وآخرون ٢٠٠٨).

مضادات الأكسدة (الـ Phytonutrients)

أُجرى تقييم شمل ٦٥ سلالة من *S. tuberosum* من جيرمبلازم مجموعات Andigema، و Phureja، و Stemotomum — وذلك من بين ١٥٠٠ سلالة — لمحتوى درناتها من الـ phenylpropanoids، والـ carotenoids، والـ antioxidant capacity بالدرنات، ووُجد ما يلى:

١– تراوح المحوى الفينولى الكلى بين ٣، و٤٩ مجم/جم وزن جاف.

٢– تراوح محتوى الكاروتينويدات الكلى بين ٤,١، و١٥٤ كيلوجرام/جم وزن جاف.

٣– تراوح محتوى الأنثوسيانينات بين ٠,٢٧، و ٣٤ مجم/جم وزن جاف.

٤– تراوحت قدرة تضادية الأكسدة بين ٦٠، و١٧٦٧ ميكرومول TE/جم وزن جاف.

٥- أظهر تحليل الـ HPLC للمستخلصات الفينولية أن أكثر البولى فينولات تواجدًا فى كل التراكيب الوراثة كان 5-O-chlorogenic acid.

٦- أظهرت التراكيب الوراثية RN 27.01 لمجموعة Phureja أعلى محتوى من البولى فينول والأنثوسيانين، ومحتوى تضادية الأكسدة، بينما كان RN 39.05 الأعلى فى محتوى الكاروتينويدات، وذلك من بين ١٠ تراكيب وراثية قيمت بعمق.

٧- تباينت نسبة المادة الجافة بوضوح بين العشرة تراكيب وراثية التى قيمت بعمق؛ بما يعنى أن ذلك يؤثر فى قيم الصفات المقدرة عند حسابها على أساس الوزن الجاف.

٨- تراوح تركيز حافض الكلوروجنك بين ١,٧، و ٢٩,٤ مجم/جم وزن جاف، وتواجد kaempferp-3-rutinose بتركيز وصل إلى ٣ مجم/جم وزن جاف.

٩- كانت أكثر الأنثوسيانينات تواجدًا petunidin-3-O-coumrutinoside-5-O-glue أو pelargonidi-3-O-rutinoside-5-O-glue.

١٠- كانت أهم الكاروتينويدات تواجدًا: الـ lutein، والـ zeaxanthin، والـ antheraxanthin، والـ violaxanthin، ولكن لم يكن أى منها سائدًا فى كل التراكيب الوراثية.

وتعنى هذه النتائج أهمية جيرمبلازم Phureja كمصدر للمغذيات النباتية phytonutroents (Pillari وآخرون ٢٠١٣).

وتراوح تركيز الأنثوسيانين فى عدد من سلالات البطاطس ذات الدرنات الملونة بين ٠,٩٤، و ١,٧٥ جم/كجم من الوزن الطازج. وبلغ محتوى الفينولات الذائبة فى أصناف وسلالات البطاطس ذات اللُب القرمزى ٢,٦ ضِعف المحتوى فى درنات الأصناف والسلالات ذات اللب الأبيض والأصفر. كذلك ازداد النشاط المضاد للأكسدة فى السلالات ذات الدرنات الملونة بمقدار ٤,٤ ضعف النشاط فى الأصناف ذات الدرنات غير الملونة، وارتبط ذلك بمحتوى الفينولات والأنثوسيانينات. إلاّ إنه لم تلاحظ فروق جوهرية بين درنات المجموعتين فى محتواها من المادة الجافة، والنشا، والبروتين، والسكريات المختزلة (Wegener وآخرون ٢٠٠٩).

وقد أوضحت دراسة أخرى تباين الأصناف فى محتوى درناتها من النشاط المضاد للأكسدة والفينولات والفلافونويدات الكلية، وفيها أُجرى تقييم شمل ٦٠ صنفًا من البطاطس للتعرف على التباين فى محتوى درناتها من النشاط المضاد للأكسدة والفينولات الكلية والفلافونويدات الكلية، ووجد ما يلى:

١- وجد مستوى أعلى من الفينولات الكلية والفلافونويدات الكلية والنشاط المضاد للأكسدة فى جلد الدرنات عما فى لبها.

٢- كان الصنف Congo ذا الدرنات الزرقاء الأعلى محتوى فى كل من الجلد واللب، فيما عدا النشاط المضاد للأكسدة الذى كان الأعلى فى الصنف Edzell Blue.

٣- كانت أعلى القيم فى الجلد واللب — على التوالى — كما يلى:

أ- ١٢,٦، و ٣,٦ مجم/جم مكافئ حامض الجاليك gallic للفينولات الكلية.

ب- ٩,٥، و٢,٣ مجم/جم مكافئ catechin للفلافونويدات الكلية.

ج- ١٨,٨، و٤,٤ مجم/جم مكافئ Trolox للنشاط المضاد للأكسدة، وذلك على أساس الوزن الجاف.

٤- وُجدت ارتباطات قوية موجبة بين محتوى الفينولات الكلية والفلافونويدات الكلية والنشاط المضاد للأكسدة.

٥- تأثرت تلك الصفات جوهريًّا بكل من موقع الدراسة وسنة الدراسة (Valcarcel وآخرون ٢٠١٥).

وفى دراسة أجريت على ٣٨ صنفًا محليًّا من البطاطس فى أمريكا الجنوبية (٢٣ ثنائية التضاعف، و٧ ثلاثية، و٨ رباعية)، وحللت فيها الدرنات لتحديد محتواها من بعض المكونات، كانت النتائج كما يلى:

المكون الكيميائى	المدى
الأنثوسيانينات الكلية	صفر — ٢٣ مجم مكافئات السيانيدين cyanidin لكل ١٠٠ جم وزن طازج
الكاروتينات الكلية	٣٨–٢٠٢٠ ميكروجرام مكافئات الزيازانثين zeaxanthin لكل ١٠٠ جم وزن طازج
مضادات الأكسدة	٣٣٣–١٤٠٨ ميكروجرام مكافئات الترولوكس Trolox لكل ١٠٠ جم للمستخلصات الـ hydrophilic (للأنثوسيانينات) ٤,٧ — ٣٠ نانومول مكافئات التوكوفيرول tocopherol لكل ١٠٠ جم وزن طازج للمستخلصات الـ liophilic (الكاروتينية)

وبينما لا تختلف نتائج التحليل كثيرًا عن نتائج تحليل الأصناف الأخرى فى أمريكا الشمالية فيما يتعلق بالأنثوسيانينات أو مضادات الأكسدة الـ hydrophilic، فإنها تُعد أعلى فى كل من الكاروتينات الكلية ومضادات الأكسدة الـ liophilic؛ مما يجعلها مصدرًا جيدًا لهاتين الصفتين فى برامج التربية (Brown وآخرون ٢٠٠٧).

هذا.. ويتحكم فى مستوى الفينولات والفلافونويدات الكلية فى درنات البطاطس — بصورة أساسية — مدى التعبير عن الإنزيمين phenylalanine ammonia lyase، و chalcone synthase (Valcarcel وآخرون ٢٠١٦).

وقد وُجد إنه من الممكن التربية لزيادة النشاط المضاد للأكسدة ومحتوى الدرنات من الفينولات الكلية دون التضحية بالكثافة النوعية للدرنات (Nzaramba وآخرون ٢٠١٣).

البروتين

يشكل البروتين حوالى ٢٪ من الوزن الطازج لدرنات البطاطس، وهو ذو قيمة بيولوجية عالية. وتُعد البطاطس الثانية فى الترتيب بعد فول الصويا فى إنتاج البروتين من وحدة المساحة. ويمكن زيادة المحتوى البروتينى بالانتخاب، علمًا بأن درجة توريث صفة المحتوى البروتينى متوسطة، وأمكن التوصل إلى محتوى بروتينى بنسبة ١٨٪ على أساس الوزن الجاف. ويُعد من الممكن التربية لزيادة كل من المحتوى البروتينى ومحتوى المادة الجافة والمحصول.

ويُعد أهم البروتينات بالدرنة الجليكوبروتين باتاتين patatin، الذى يشكل حتى ٤٠٪ من البروتين الذائب الكلى. وقد أمكن التعرف على جين يتحكم فى الباتاتين (عن Tarn ١٩٩٢).

النشا والمادة الجافة والكثافة النوعية

يمكن تقسيم كربوهيدرات الدرنات إلى نشا، وعديدات التسكر غير النشوية، وسكريات. يُشكِّل النشا نحو ٦٠٪ – ٨٠٪ من المادة الجافة بالدرنات. ونظرًا للثبات النسبى للعلاقة بين النشا والمادة الصلبة الكلية، فإن محتوى المادة الجافة يكون معبرًا عن محتوى النشا. ولأجل مقارنة سلالات منتخبة فى ظروف متشابهة فى برنامج للتربية، فإن محتوى المادة الجافة يكون دليلاً جيدًا للجودة. ويقدَّر محتوى المادة الجافة — عادة — من تقدير الكثافة النوعية، وأحيانًا من الوزن تحت الماء.

تُظهر الكثافة النوعية تفاعلات قليلة بين التركيب الوراثى والبيئة، وتكون درجة توريثها عالية — بصفة عامة — فى كل من النباتات الثنائية والرباعية التضاعف، ويسود فى وراثتها كل من التأثير الأُمِّى والقدرة العامة على التآلف على القدرة الخاصة على التآلف.

يتكون نشا البطاطس من الأميلوبكتين amylopectin (وهو ذو سلاسل كثيرة التفرع)، والأميلوز amylase (وهو ذو سلاسل غير متفرعة نسبيًّا) بنسبة حوالى ٣ : ١. ويمكن تغيير تلك النسبة بالانتخاب. وقد أمكن انتخاب طفرة من البطاطس تخلو من الأميلوز (عن Tarn وآخرين ١٩٩٢).

وقد أُجرى تقييم شمل ٢٠٥ أصناف من البطاطس، و١٢٢٠ سلالة من البطاطس البرية والمزروعة لصفات الجودة: محتوى المادة الجافة، ومحتوى النشا، ومحتوى البروتين، ومحتوى الأميلوز، ومتوسط قطر حبة النشا. وقد وُجدت تباينات أكثر بين الأنواع البرية عما بين الأصناف المنزرعة فى جميع تلك الصفات (Jansen وآخرون ٢٠٠١).

وترتبط الكثافة النوعية للدرنات بمحتواها من كل من النشا والمادة الجافة، وهى صفة كمية. ويجب أن تكون نسبة المادة الجافة مناسبة للغرض الذى يزرع من أجله الصنف؛ حيث يفضل — مثلاً — زيادتها عند الرغبة فى استعمال البطاطس لتصنيع الشبس، أو عندما يكون طهيها فى الفرن، بينما تفضل الكثافة النوعية المنخفضة بالنسبة للدرنات التى تستعمل فى إنتاج البطاطس المحمرة، أو عند طهيها بالغلى فى الماء.

استخدم Plaisted & Pearson (عن Smith ١٩٦٨) طريقة الانتخاب المتكرر لتحسين الكثافة النوعية للدرنات؛ بتلقيح خمسة أصناف تجارية تميزت بالكثافة النوعية العالية — معًا– ثم انتخاب الانعزالات ذات الكثافة النوعية العالية وتلقيحها معًا.. وهكذا. وبهذه الطريقة.. تمكن الباحثان من زيادة الكثافة النوعية للدرنات من ١٠,٧٢ فى النباتات الأصلية التى لقحت معًا إلى ١,٠٧٧ بعد الدورة الأولى من الانتخاب، ثم إلى ١,٠٧٩ بعد الدورة الثانية، بينما كانت الكثافة النوعية لدرنات الصنف كاتادن Katahdin هى ١,٠٦٤ تحت نفس الظروف.

هذا.. ويفضل دائمًا أن تقل نسبة السكريات المختزلة فى الأصناف التى تزرع لغرض تصنيع الشبس، والبطاطس المحمرة المجمدة، والمنتجات المجففة.

وأمكن إنتاج سلالات من البطاطس محولة وراثيًّا تخلو درناتها من الأميلوز، وتبين أن تلك الصفة تنعزل مندليًّا، ويمكن استخدامها فى برامج التربية لإنتاج أصناف تخلو درناتها من الأميلوز (Heeres وآخرون ١٩٩٧).

الفيتامينات

تُعد البطاطس مصدرًا جيدً لفيتامين جـ– وهو الذى يتباين محتواه حسب الصنف، وظروف الإنتاج، وظروف التخزين. وقد قُدِّرت درجة توريث صفة محتوى فيتامين جـ– على النطاق الضيق — بنحو ٠,٤٥؛ بما يعنى إمكان زيادة المحتوى بالتربية والانتخاب (عن Tarn ١٩٩٢).

وقد أُجرى تقييم شمل ٦٠ صنفًا من البطاطس للتعرف على محتوى درناتها من الكاروتينويدات وحامض الأسكوربيك، ووجد أعلى محتوى من الكاروتينويدات فى الصنف Burren الذى احتوى على ٢٨، و٩ مجم/كجم وزن جاف من الجلد واللُب، على التوالى، وكان المحتوى أعلى فى الأصناف ذات الجلد الأصفر أو اللُب الأصفر عما فى الأصناف الأبهت لونًا أو البيضاء، دونما علاقة مع الألوان الأخرى. وكان الصنف Nicola الأعلى فى محتوى حامض الأسكوربيك، حيث بلغ ٨٠٠ مجم/كجم وزن جاف من اللُب (Valcarcel وآخرون ٢٠١٥).

وأُجرى تقييم آخر شمل ٧٥ سلالة تربية من البطاطس لمحتواها من حامض الأسكوربيك، ووُجد أنه يتباين من ١١,٥ إلى ٢٩,٨ مجم/١٠٠ جم وزن طازج من الدرنات (Love وآخرون ٢٠٠٤).

ولقد تبين ارتفاع درجة التوريث على النطاق العريض لصفات محتوى الدرنات من فيتامين C (٩٣٪)، وفيتامين B_1 (٩٢٪)، والألفاسولانين (٨٨٪)، والألفاشاكونين (٨٤٪)، وفيتامين B_2 (٧٠٪).

وأمكن تحويل البطاطس وراثيًّا بجين الفراولة GalUR المسئول عن تمثيل الإنزيم D-galacturonic acid reductase؛ مما أدى إلى زيادة تمثيل حامض الأسكوربيك بمقدار ١,٦–٢ ضعف، وكان مستوى حامض الأسكوربيك مرتبطًا بزيادة نشاط الـ GalUR. ولقد أظهرت السلالات المحولة وراثيًّا — التى زاد محتواها من حامض الأسكوربيك — زيادة فى تحمل عوامل الشد غير البيولوجى، مثل شد كلوريد الصوديوم والمانيتول. كما أظهر اختبار الأقراص الورقية تلك القدرة على التحمل باحتفاظها بمحتوى أعلى من الكلوروفيل مقارنة بالوضع فى النباتات التى لم تُحول وراثيًّا (Hemavathi وآخرون ٢٠٠٩).

ويُعد فيتامين B_1 (الثيامين thiamine أو الـ thiamine pyrophosphate) من الفيتامينات الضرورية التى يتعين توفرها فى غذاء الإنسان. وفى محاولة لتحسين محتوى درنات البطاطس من هذا الفيتامين، وُجد عند تقييم ٥٤ سلالة أن محتواها تراوح بين ٢٩٢، و١٣١٧ نانوجرامًا/جم وزن طازج، واحتوت ١٣ سلالة على أكثر من ٦٨٥ نانوجرام/جم وزن طازج، وأربع سلالات على أكثر من ٨٠٠ نانوجرام/جم وزن طازج. وتلك التراكيب الوراثية عالية المحتوى من الثيامين يمكن أن توفر أكثر من ١٠٪، الاحتياجات اليومية من الفيتامين فى الوجبة التى تحتوى على ١٥٠ جم من الدرنات. وقد قُدِّرت درجة التورثة على النطاق العريض بحوالى ٠,٤٩ وتجدر الإشارة إلى أن محتوى الدرنات الكاملة التكوين من الثيامين كان أعلى مما فى الدرنات التى

حُصدت وهى فى مرحلة مبكرة من تكوينها، وأن التخزين البارد لم يتسبب فى أى انخفاض فى محتوى الدرنات من الفيتامين؛ بل على العكس ازداد محتوى الثيامين قليلاً فى بعض التراكيب الوراثية مع التخزين (Goyer & Haynes ٢٠١١).

وأمكن تحويل البطاطس وراثيًّا بالجين PDX-II المتحكِّم فى مسار تمثيل فيتامين B_6 والمتحصل عليه من *Arabidopsis thaliana*، مما أدى إلى زيادة محتوى درناتها من الفيتامين بنسبة ١٠٧٪–١٥٠٪. كذلك أظهرت النباتات المحولة وراثيًّا قدرة أكبر على تحمل الملوحة (Bagri وآخرون ٢٠١٨).

وأدى التحويل الوراثى للبطاطس بالجين p-hydroxyphenylpyruvate dioxygenase (اختصارًا: At-HPPD) من *Arabidopsis thaliana* إلى زيادة التعبير عن At-HPPD، ترتبت عليها زيادة قدرها ٢٦٦٪ فى الـ alpha-tocopherol (وهو فيتامين E)، بينما أدى التحويل الوراثى بالإنزيم homogentisate phytyltransferase (اختصارًا: At-HPT) من *A. thaliana* — كذلك — إلى زيادة التعبير عن At-HPT بنسبة ١٠٦٪. ومع ذلك فإن النباتات المحولة وراثيًّا تراكم فيها الـ alpha-tocopherol فى الدرنات بدرجة تقل ١٠ مرات، و١٠٠ مرة عما فى الأوراق، على التوالى (Crowell وآخرون ٢٠٠٨).

العناصر

إضافة إلى الأهمية الغذائية للكالسيوم فى درنات البطاطس، فإنه يُفيد فى تحمل البطاطس عديد من الإصابات المرضية والعيوب الفسيولوجية، كما يفيد فى الحد من أضرار الشدِّ الحرارى. ولقد تبين عندما أُجرى تقييم شمل عينة ممثلة لجيرمبلازم البطاطس فى الولايات المتحدة ارتفاع محتوى درنات النوعين *S. gourlayi*، و *S. microdontum* من الكالسيوم — كثيرًا — عما فى درنات البطاطس وغيرها من الأنواع؛ حيث بلغ محتواهما من العنصر ستة أضعاف أقل السلالات محتوى من النوع *S. kurtziantum*، وكانت أعلى التراكيب الوراثية محتوى من العنصر من النوعين *S. gourlayi*، و *S. microdontum* تزيد بمقدار ثمانية أضعاف عما فى درنات أصناف البطاطس (Bamberg وآخرون ١٩٩٨).

كذلك أُجرى تقييم شمل ٢١ نوعًا من الجنس *Solanum* للتعرف على مدى تراكم الكالسيوم فى درناتها، وأمكن تحديد نوعيين بريين — هما: *S. microdontum*، و *S. gourlayi* — كان تراكم الكالسيوم فى درناتهما عاليًا — وخاصة فى *S. gourlayi* — الذى بلغ تراكم الكالسيوم فى درناته أكثر من ضعف تراكمه فى درنات البطاطس *S. tuberosum*، وخاصة عند التغذية الجيدة بالكالسيوم، حيث كان تركيز العنصر ثلاثة أضعاف التركيز فى البطاطس (http://www.ars.usda.gov/is/AR/archive/mar03/gene0303.htm).

كما قُيم محتوى درنات عدد من سلالات التربية المتقدمة من البطاطس من كل من الكالسيوم والمغنيسيوم، ووجد أن محتوى الكالسيوم تراوح بين ٢٦٦، و٩٤٤ ميكروجرام/جرام وزن جاف، بينما تراوح محتوى المغنيسيوم بين ٧٨٧، و ١٠٨٩ ميكروجرام/جرام وزن جاف، كما كان تفاعل التركيب الوراثى مع البيئة جوهريًّا فى كل تجارب التقييم. وعلى الرغم من أن البطاطس لا تعد مصدرًا غنيًّا فى أى من الكالسيوم أو المغنيسيوم، فإن هذا التباين الوراثى فى محتوى الدرنات من العنصرين قد يُسهم فى زيادتهما فى الأصناف التجارية بالتربية (Brown وآخرون ٢٠١٢).

وقد تراوح محتوى البوتاسيوم فى الدرنات بين مجموعة من سلالات وأصناف البطاطس بين ١,٨٥، و٢,٤٩٪، بينما تراوح محتوى الفوسفور بين ٠,١٦، و٠,٣٤٪ على أساس الوزن الجاف. وبينما لا تُعد البطاطس مصدرًا هامًّا للفوسفور بالنسبة للإنسان فإنها تُعد غنية بالبوتاسيوم، حيث يحصل الشخص البالغ على ١٢٪ من احتياجاته اليومية من البوتاسيوم من استهلاكه لمائة جرام من الدرنات.

وتباينت درجة توريث محتوى الدرنات كل من البوتاسيوم والفوسفور بين العالية والمنخفضة فى تجارب مختلفة (Brown وآخرون ٢٠١٣).

كما تراوح محتوى الدرنات من النحاس فى مجموعة من أصناف وسلالات البطاطس بين ٢,٠، و٤,٥ ميكروجرام/جم، بينما تراوح محتوى الكبريت بين ٩٩١، و١٤٨٨ ميكروجرام/جم وزن جاف. وقد تراوحت درجة التوريث على النطاق العريض بين صفر، و٠,٩٣ للنحاس، وبين ٠,٥٣، و٠,٨٨ للكبريت. ومع كلتا الصفتين لم يكن

التأثير البيئى جوهرى، بينما كان التفاعل بين البيئة والشكل المظهرى جوهرى (Brown وآخرون ٢٠١٤).

ولقد استُدِل من دراسة على سلالات تربية متقدمة وأصناف تجارية فى مواقع مختلفة للدراسة وجود تباينات كبيرة بين مختلف التراكيب الوراثية فى محتوى درناتها من الحديد، ولذلك أهميته نظرًا لضعف محتوى البطاطس من حامض الفيتك phytic acid، الذى يعيق استفادة الإنسان من العنصر، والذى يتواجد بوفرة فى الحبوب الصغيرة والبقول. كذلك تحتوى الدرنات على فيتامين ج بوفرة، وهو الذى يُفيد — بدوره — فى امتصاص الإنسان للعنصر (Brown ٢٠٠٨).

وتباين محتوى الدرنات من الحديد فى ٣٣ صنفًا وسلالة تربية من البطاطس بين ١٧، و٦٢ ميكروجرام/جم وزن جاف، علمًا بأن الحد الأعلى يزيد بمقدار ثلاثة أضعاف عما هو معروف فى أصناف البطاطس. وقد تراوحت درجة توريث الصفة على النطاق العريض — فى تجارب مستقلة — بين صفر، و٠,٧٣ (Brown وآخرون ٢٠١٠).

وتباين تركيز الزنك فى درنات ٣٦ صنفًا وسلالة تربية من البطاطس بين ١٢، و١٨ ميكروجرامًا/جم وزن جاف، وكانت الاختلافات بينها جوهرية، وبلغت درجة توريث الصفة (محتوى الدرنات من الزنك) على النطاق العريض ٠,٦١. هذا إلاّ أن أعلى قيمة لمحتوى الزنك كانت — فقط — ٥٠٪ أعلى من أقل قيمة؛ فضلاً عن أن ١٠٠ جم من الدرنات الأعلى محتوى توفر ٤٪ فقط من حاجة الشخص البالغ اليومية من العنصر؛ بما يعنى ضرورة البحث عن مصادر أعلى محتوى من الزنك ليكون استعمالها فى برامج التربية أكثر جدوى (Brown وآخرون ٢٠١١).

تحسين صفات الجودة المورفولوجية للدرنات

إن من أهم صفات الجودة المورفولوجية التى يهتم بها المربى مايلى:

شكل الدرنات

توجد عديد من أشكال درنات البطاطس؛ فمنها المستديرة، والمائلة إلى الشكل

البيضاوى، والبيضاوية المائلة إلى الاستطالة. ويتحكم فى وراثة هذه الأشكال ٤ أزواج — على الأقل — من الجينات المتساوية فى تأثيرها.

هذا.. ومن المفضل أن تكون أطراف وجوانب الدرنات غير المستديرة مائلة إلى الاستدارة؛ لتقليل احتمالات تعرضها للأضرار الميكانيكية. ويفضل معظم المستهلكين الدرنات الطويلة البيضاوية وهى صفة سائدة على الشكل المستدير؛ ولذا يتعين عدم إجراء التلقيحات التى يبدأ بها برنامج التربية بين أصناف ذات درنات طويلة وبعضها البعض؛ لأن النسل الناتج من تلقيحات كهذه يحتوى على نسبة عالية جدًّا من النباتات ذات الدرنات الطويلة جدًّا، التى تكون رفيعة وعديمة القيمة الاقتصادية.

وقد ذكر أنه يتحكم فى صفة شكل الدرنة جين رئيسى، وربما يشترك معه بعض الجينات الثانوية أو المحورة. ويبدو أن هذا الجين يرتبط بجين آخر يتحكم فى توزيع صبغة الأنثوسيانين. هذا.. وتورث الدرنة الطويلة كصفة متنحية، وقد تُحمل جيناتها فى سلالات الآباء ذات الدرنات الكروية؛ ولذا.. فإن الانتخاب لصفة الدرنات الطويلة يعتمد على الاختيار الأمثل للآباء. ومع ذلك فليس من الشائع إجراء تهجينات ين آباء ذات درنات طويلة؛ نظرًا لأن نسلها يحتوى — عادة — على نسبة عالية من ذات الدرنات الطويلة، إلا أنها تكون رفيعة وعديمة القيمة (عن Tarn وآخرين ١٩٩٢).

وفى دراسة استخدمت فيها بطاطس ثنائية التضاعف وُجد أن جينًا واحدًا سائدًا يتحكم فى شكل الدرنة المستديرة مقابل شكل الدرنة الطويلة، وهو الجين Ro الذى سبق إعطائه لتلك الصفة. وقد أمكن تمييز التراكيب الوراثية الثلاثة: RoRo، و Roro، و roro. وتبين أن الجين Ro يرتبط بالجين I الذى يتحكم فى صفة ظهور الأنثوسيانين بجلد الدرنة، ويحدث الانعزال بين الجينين Ro، و I بمعدل حوالى ١١,٨٪ (Jong & Burns ١٩٩٣).

حجم الدرنات

يختلف حجم الدرنة المناسب باختلاف المستهلكين، والغرض من الزراعة؛ فيفضل المستهلك الأوروبى الدرنات المتوسطة الحجم، ويفضل المستهلك المصرى الدرنات الأكبر

من المتوسط، بينما تُفضَّل الدرنات الكبيرة الحجم لأغراض التصنيع. وكلما زاد عدد الدرنات التى ينتجها النبات.. كانت درناته أصغر حجمًا، وتلك صفة وراثية، ولكنها تتأثر — بشدة — بالعوامل البيئية؛ حيث يزيد عدد الدرنات التى ينتجها النبات — ويقل حجمها تبعًا لذلك — بزيادة عدد السيقان/نبات. ويحدث ذلك عند الزراعة بتقاوٍ انتهت أو ضعفت فيها حالة السيادة القمية؛ نتيجة لتخزينها لفترة طويلة.

عمق عيون الدرنات

تفضل — دائمًا — الدرنات ذات العيون السطحية؛ حتى لا يفقد جزء كبير منها عند تقشيرها، يتحكم فى هذه الصفة زوجان — على الأقل — من العوامل الوراثية، وتدل نتائج بعض الدراسات على سيادة صفة العيون العميقة على العيون السطحية، بينما يُستدل من دراسات أخرى على عكس ذلك. وأيًّا كانت وراثة الصفة.. فإنه يفضل تجنب إجراء تلقيحات مع سلالات ذات عيون عميقة، وإلا اضطر المربى إلى التخلص من نسبة عالية من النسل؛ لأن عيون درناته تكون أكثر عمقًا مما ينبغى. هذا.. بينما تكون درنات بعض النسل ذات عيون متوسطة العمق إذا أُجرى التلقيح بين أصناف أو سلالات ذات عيون سطحية.

وقد ذُكر أنه يتحكم فى صفة عمق العين جين واحد رئيسى ذو تأثير متجمع، مع تنحى صفة العين السطحية غير العميقة. ويبدو أن صفة العيون السطحية ترتبط بصفة الدرنة الطويلة. وقد انتقلت صفة العين العميقة من بعض أنواع Group Phureja الثنائية التضاعف التى استخدمت فى تلقيحات مع Group Tuberosum الأحادية فى أمريكا الشمالية، إلاّ أن التلقيحات التى أُجريت بعد ذلك وتضمنت أنواعًا ثنائية التضاعف أعطت — بانتظام — نسلاً ذا عيون سطحية (عن Tarn وآخرين ١٩٩٢).

لون جلد الدرنة

يجب أن يكون لون جلد الدرنة (لونها الخارجى) مناسبًا لذوق المستهلك. هذا.. ولا توجد أية علاقة بين لون جلد الدرنة ونوعيتها، إلا أن المستهلك يربط — دائمًا — بينهما فى ذهنه؛ بسبب اختلاف نوعية الأصناف التى تعود على لونها الخارجى.

قد توجد صبغات أنثوسيانينية فى الأزهار والساق والنموات البرعمية وفى لب وجلد الدرنات. وقد ذُكر وجود ما لا يقل عن ستة جينات تتحكم فى وجود الصبغات الأنثوسيانينية فى الأنواع المزروعة الرباعية التضاعف. ويتحكم أربعة من تلك الجينات (أُعطيت الرموز R، و E، و D، و P) فى تلون النموات البرعمية والسيقان.

ويتحكم فى صبغات البطاطس ثلاث مجموعات من الجينات: جينات تتحكم فى وجود أو غياب إنتاج صبغة الأنثوسيانين، وجينات تتحكم فى توزيع الصبغات فى النبات، وجينات تتحكم فى التركيب الكيميائى لمختلف الأنثوسيانينات. وقد وُجد أن جميع الجينات التى تتحكم فى توزيع الصبغات ترتبط ببعضها البعض. أما درجة أو شدة قتامة اللون الأحمر أو الأزرق أو القرمزى فإنه يتحدد بالتركيب الوراثى (عن Tarnوآخرين ١٩٩٢).

ويتحكم الجين السائد D (من developer) فى تنظيم عمل الجينات التى تقوم بتمثيل الصبغات الحمراء والقرمزية فى جلد درنات البطاطس، وهذا الجين يعرف بالرمز I فى البطاطس الثنائية التضاعف (Jung وآخرون ٢٠٠٩).

ملمس جلد الدرنة

يتحكم فى صفة الجلد الشبكى russet skin ثلاثة جينات سائدة مستقلة وذات فعل مكمل؛ مما يزيد من صعوبة التربية للجلد الشبكى الجيد. ونظرًا لأن الآباء ذات الدرنات الناعمة قد تحمل بعض جينات الشبكية، فإن الانتخاب للشبكية الجيدة يعتمد على الاختيار المناسب للآباء (عن Tarn وآخرين ١٩٩٢).

تحسين صفات الجودة الداخلية للدرنات

اللون الداخلى

يتباين — كثيرًا — اللون الداخلى للدرنات من الأبيض إلى الأصفر بدرجاته حتى البرتقالى، وإلى الأزرق والأحمر بدرجاتهما حتى البنفسجى والقرمزى.

يسود اللون الداخلى الأصفر الداكن على اللون الأبيض، ويتحكم فى هذه الصفة عامل وراثى واحد، لكنها تتأثر بعوامل أخرى محورة؛ مما يؤدى إلى ظهور درجات

متفاوتة من الاصفرار. ولا يوجد أى ارتباط بين اللون الداخلى للدرنات ولون الأزهار، التى قد تكون بيضاء، أو قرمزية ضاربة إلى الحمرة أو إلى الزرقة، أو زرقاء قاتمة.. علمًا بأن جميع ألوان الأزهار تسود على اللون الأبيض.

من المعروف أن لُب الدرنات الأصفر اللون صفة بسيطة، إلاّ أن شدة اللون الأصفر تتباين كثيرًا بين أنواع الجنس *Solnum* ويكون اللون الأصفر شديد الدكنة فى كثير من الأنواع الثنائية التضاعف مقارنة بالأصناف التجارية الرباعية التضاعف ذات اللب الأصفر، مثل Yukon Gold. وبدراسة وراثة شدة لون اللب الأصفر فى المستوى الثنائى التضاعف فى عشيرة الهجين *S. phureja* ssp. *phureja* – *S. stentomum* ssp. *stentomum*.. كانت درجة توريث الصفة على النطاق الضيق — فى دراستين — ٠,٩٣، و٠,٩٩، وتبين إمكان تحقيق تقدم سريع فى التربية لتحسين الصفة اعتمادًا على هذه العشيرة ثنائية التضاعف (Haynes وآخرون ١٩٩٦، و Haynes ٢٠٠٠).

وعمومًا.. يرتبط لُب الدرنة الأصفر بتواجد الصبغات الكاروتينية،ويسود اللون الأصفر على الأبيض ويتحكم فيه جين واحد رئيسى مع جينات محورة للدرجات المختلفة من الاصفرار (عن Tarn وآخرين ١٩٩٢).

كما وُجدت صفة الدرنات ذات اللب البرتقالى فى عشائر مزروعة ثنائية التضاعف حُصِلَ عليها من كل من *S. stenotomum*، و *S. phureja*. وقد تبين أن صفة لون اللب البرتقالى يتحكمٍ فيها آليل عند الموقع Y (الذى يتحكم فى لون اللب الأصفر) أُعطى الرمز Or، وتبين أن Or سائد على كل من Y، و y اللذان يتحكمان فى لون اللب الأصفر والأبيض، على التوالى. وقد وجد أن لون اللب البرتقالى يُصاحبه تواجد كميات كبيرة من كل من الزيازانثين zeaxanthin، وزانثوفيل xanthophyll لم يسبق اعتباره من كاروتينويدات البطاطس. وقد بلغ المحتوى الكلى من الليوتين lutein والزيازانثين أربعة أضعاف أعلى محتوى معروف للكاروتينويدات فى البطاطس، ويُعد نحو سُدس محتوى الكاروتينويدات الكلى فى الجزر على الرغم من أنهما — الليوتين والزيازانثين — ليس لهما نشاط كبادئ لفيتامين أ (Brown وآخرون ١٩٩٣).

تتميز درنات سلالة البطاطس الثنائية التضاعف 10618-01 بلونها القرمزى. وعند إكثار هذه السلالة جنسيًّا يكون اللون الداخلى للدرنات فى معظم النسل الناتج قرمزيًّا،

مع ظهور تلون قرمزى واضح فى معظم لب الدرنة فى بعضها، وتلون قليل فى معظم لب الدرنة فى بعضها الآخر، ويكون غالبية النسل متوسطًا فى لون لب درناته. وقد أمكن التعرف على QTLs تؤثر فى مدى التلون على الكروموسومات أرقام 5، و 8، و 9 (Zhang وآخرون ٢٠٠٩).

كما وُجد أن لون اللب القرمزى للصنف Congo Black يتحكم فيه جين واحد سائد على اللون الأبيض. وفى دراسة أخرى تحكم فى تلون اللب جينين مكملين complementary (هما: C، و I)، وكان الانعزال — بعد التلقيح الذاتى — هو ٩ ملون : ٧ أبيض.

pH الدرنات

تباين pH الدرنات فى عدد من أصناف البطاطس بين ٥,٥، و ٦,٢، وكان الـ pH أكثر انخفاضًا عن ذلك فى ستة أنواع برية بمتوسط قدره ٥,١٧، وكان الأكثر انخفاضًا النوع *S. microdontum*، حيث بلغ الـ pH فى درناته ٤,٩٩. هذا.. ولم يؤثر التخزين الطويل للدرنات على الـ pH فيما عدا فى النوع *S. jamesii* الذى انخفض فيه الـ pH من ٥,٧٨ إلى ٥,٥٤ (Kiszonas & Bambeg ٢٠١٠).

تحسين صفات جودة التذوق

القوام

تتحدد جودة الطبخ بخمسة مكونات للقوام texture، هى:

١– التحلل أو التفسخ disintegration (أو sloughing).

٢– التماسك consistency (أو الصلابة firmness).

٣– الدقيقية (من الدقيق) mealiness (أو flouriness).

٤– الرطوبية moistness.

٥– البنية structure أو الخشونة coarseness.

ولقد وجد ارتباط عالٍ بين صفات التحلل والقوام والكثافة النوعية. ونظرًا لأن صفة الكثافة النوعية هى الأسهل فى التقدير، فإنها تُفيد كوسيلة غير مباشرة للانتخاب لصفتى التحلل والقوام.

وكانت القدرة الخاصة على التآلف مهمة فى وراثة صفة القوام (عن Tarn وآخرين ١٩٩٢).

الطعم

جرت العادة على الانتخاب — فقط — ضد الطعم غير المرغوب فيه، ولكن يتعين إجراء اختبارات للانتخاب الإيجابى للطعم الجيد (عن Tarn وآخرين ١٩٩٢).

ولقد كانت درنات *S. tuberosum* ssp. *phureja* — دائمًا — أفضل مذاقًا من درنات *S. tuberosum* ssp. *tuberosum*، وتبين أن محتوى درنات الأولى (مجموعة *Phyureja*) من المركبات الـ umami الرئيسية كانت دائمًا أعلى عما كانت عليه فى الثانية (مجموعة Tuberosum)؛ مما حدى إلى الاعتقاد بأن لتلك المركبات أهميتها فى إكساب البطاطس طعمًا جيدًا (Morris وآخرون ٢٠٠٨).

وإنه لمن المقبول — بصورة عامة — ألاّ يزيد الحد الأقصى للجليكو ألكالويدات بالدرنات عن ٢٠مجم/١٠٠جم؛ نظرًا لظهور طعم مر عند هذا المستوى (يراجع الموضوع تحت "العيوب والصفات التى لا يُرغب فيها"). وفى المقابل فإن المستوى المقبول لدى المستهلكين هو الذى يكون عند الحدود الدنيا للمدى: ٢٠–٣٨ مجم/١٠٠جم. ونادرًا ما يزيد المحتوى عن ذلك المستوى إلاّ فى الدرنات التى حدثت بها أضرار، وكذلك عند التعرض للضوء. ولحسن الحظ فإن قشرة الدرنة — التى تُزال عن التقشير — تحتوى على ٥٠٪ من الجليكوألكالويدات.

تتباين درجة توريث الصفة، ويمكن الانتخاب ضد المحتوى العالى بسهولة، ويراعى المربين — عادة — عدم زيادة المحتوى عن ٦مجم/١٠٠ جم (عن Tarn وآخرين ١٩٩٢).

العيوب والصفات التى لا يُرغب فيها

يعمل المربى خلال برنامج التربية على استبعاد التراكيب الوراثية غير المرغوب فيها، والتى تتحكم فى صفات تحط من قيمة المنتج، والتى تشمل ما يلى:

النمو الثانوى، وتشققات النمو، والقلب الأجوف

يعتبر النمو الثانوى secondary growth لدرنات البطاطس صفة وراثية، ولكنها تتأثر بالعوامل البيئية. وطبيعى أنه تفضل الأصناف الأقل استعدادًا لتكوين نموات ثانوية.

وتتباين أصناف البطاطس فى مدى حساسيتها أو مقاومتها للإصابة بتشققات النمو والقلب الأجوف، كما يتبين مما يلى:

الصنف	تشققات النمو	القلب الأجوف
Alturas	MS	R
Atlantic	R	S
Bannock Russet	MR	S
Cal White	R	MR
Chieftain	S	R
Chipeta	MR	MR
FL 1533	R	R
Gem Russet	R	MR
IdaRose	R	R
Ivory Crisp	R	MR
NorDonna	R	MR
Norland	MR	MR
NorValley	R	R
Ranger Russet	R	R
Red LaSoda	S	S
Russet Burbank	S	S
Russet Norkotah	R	MS
Sangre	R	R
Shepody	MR	MR
Umatilla Russet	R	MR
Yukon Gold	R	MR

S: حساس (قابل للإصابة)، وMS: متوسطة القابلية للإصابة، و MR: متوسطة المقاومة، وR: مقاوم.

الاخضرار

تتفاوت أصناف البطاطس فى سرعة اخضرار درناتها لدى تعرضها للضوء. ولما كانت الدرنات التى تشوبها أية درجة من الاخضرار ليس مقبولة لدى المستهلكين.. فإن بطء ميل الدرنات إلى الاخضرار يعد أحد أهداف برامج تربية البطاطس. وقد تبين من دراسة هذه الصفة فى طرز البطاطس الثنائية أنها صفة كمية، وكان ٥٩٪ من التباين الوراثى مرده إلى تباين التفوق بينما شكل تباين الإضافة الجزء المتبقى من التباين الوراثى، ولم يسهم تباين السيادة بأى نصيب فيه. وقدرت درجة التوريث — على النطاق العريض — بنحو ٦٦٪، وعلى النطاق الضيق بنحو ٢٧٪ (Parfitt & Peloquin ١٩٨١).

المرارة والجليكوألكالويدات

تؤدى زيادة الجليكوألكالويدات alkaloids عن مستوى معين إلى إكساب البطاطس طعمًا مرًّا. ولقد حظيت تلك المركبات بنصيب وافر من الاهتمام بعدما عُزلت لأول مرة منذ ١٨٥ عامًا، وخاصة بعد إنتاج الصنف Lenape، الذى تم سحبه وأوقفت زراعته بسبب محتواه العالى من الجليكوألكالويدات.

وبينما يلزم تواجد مستوى منخفض من الجليكوألكالويدات بالدرنات، فإنه يتواجد مستوى عالٍ منها فى النموات الخضرية لعدة أنواع، حيث ترتبط الصفة بالمقاومة للأمراض والحشرات.

تُعد صفة المحتوى المنخفض من الجليكوألكالويدات الاستيرودية steroidal glycoalkaloids (اختصارًا: SGAs) فى درنات البطاطس صفة وراثية بسيطة وسائدة، ويمكن الانتخاب لها فى برامج تربية البطاطس، بينما يؤدى اللجوء إلى الجيرمبلازم البرى للبطاطس فى برامج التربية إلى زيادة تركيزها فى سلالات التربية. هذا.. ويمكن الاستفادة من التراكيب الوراثية التى يرتفع محتواها من الـ SGAs فى الأغراض الصيدلانية (Valkonen وآخرون ١٩٩٦).

وقد دُرس محتوى الدرنات من الجليكوألكالويدات glycoalkaloids فى ١٥ صنفًا وسلالة تربية من البطاطس، ووجدت اختلافات جوهرية بينها. وقد تراوح محتوى الألفاشاكونين ∝-chaconine بين ١,٦٢، و ٤,٤٦ مجم/١٠٠جم وزن طازج، ومحتوى الألفاسولانين ∝-solanine بين ١,٤٥، و ٤,٥١ مجم/١٠٠جم، ومحتوى السولانيدين solanidine بين ١,٥٨، و٥,٢١ مجم/١٠٠جم. وتراوح محتوى الجليكوألكالويدات الكلى (مجموع المركبات الثلاثة) بين ٥,٣١، و ١٥,٣٩ مجم/١٠٠ جم (Kirui وآخرون ٢٠٠٩).

ودُرست وراثة محتوى الدرنات من الجليكوألكالويدات glycoalkaloids: سولانين solaniue، وشاكونين chaconine، وكومِّرسونين commersonine فى النوع *S. chacoense*، ووجد ما يلى:

١- يتحكم فى السولانين والكومِّرسونين آليلين بينهما سيادة مشتركة فى موقع جينى واحد.

٢- يتحكم عامل رئيسى فى الشاكونين ينعزل مستقلاً عن موقع السولانين/الكومِّرسونين.

٣- يرتبط جين متنحٍ مع آليل الكومِّرسونين، ويكون متفوقًا على جين الشاكونين، ويؤدى إلى إنتاج البيتاشاكونين بدلاً من الألفاشاكونين (Opena ١٩٩٠).

كذلك دُرست وراثة المحتوى الكلى للجليكوألكالويدات glycoalkaloids فى درنات البطاطس الرباعية التضاعف فى الهجينين: Carax LT7، و NT8 × LT7، ووُجد أن درجة توريثها على النطاق العريض كانت ٠,٥٤، و ٠,٥٠ فى الهجينين، على التوالى، كما لم تكن الصفة سائدة فى وراثتها، وتحكم فيها ٣-٧ جينات لم يكن أى منها مرتبط بالصفات التى تضمنتها هذه الدراسة (Van Dam وآخرون ١٩٩٩).

وأمكن عن طريق التربية بالطفرات انتخاب ثلاث سلالات تميزت بانخفاض محتوى درناتها من الجليكوألكالويدات مع احتفاظها بالصفات الجيدة للسلالة الأم (Love وآخرون ١٩٩٦).

الصفات ذات الأهمية عند التخزين والتداول بعد الحصاد

فترة السكون

يجب أن تكون للأصناف المنتجة فترة سكون مناسبة؛ ليمكن تخزينها بصورة جيدة.

ترجع أهمية فترة السكون الطويلة إلى المحافظة على جودة الدرنات أثناء فترات التخزين الطويلة والتى قد تدوم إلى سبعة أشهر، دون استخدام لمانعات التبرعم.

تتباين الأصناف كثيرًا فى طول فترة سكون درناتها، وتتميز الصفة بالتباين الوراثى المضيف ودرجة التوريث العالية، وبعدم تأثرها كثيرًا بالعوامل البيئية؛ وبذا يمكن تحويرها بالتربية والانتخاب بدءًا من الأجيال الأولى للتربية (عن Tarn ١٩٩٢).

وقد وُجد أن النوع البرى البوليفى *S. berthaultii* يكوِّن درناته فى النهار القصير وتتميز الدرنات بفترة سكون طويلة، وبالمقاومة لعدة آفات حشرية. وأمكن التعرف على QTLs — تُؤثر فى فترة سكون الدرنات — على تسعة كروموسومات، وكان أكثرها تأثيرًا على الكروموسوم ٢. وبدا أن صفة فترة السكون الطويلة متنحية، وشكَّل التأثير الإضافى ٤٨٪ من تباين الشكل المظهرى (Berg وآخرون ١٩٩٦).

كما وُجد أن فترة سكون الدرنات امتدت فى النوع *S. jamesii* لثمانى سنوات عندما كانت مخزنة على ٥ْم (Bamberg ٢٠١٠).

تُعد فترة سكون الدرنات صفة كمية، وقد وُجدت QTLs تؤثر فيها، منها ست ذات تأثير مضيف، وأربع بينها تفاعلات تفوق. وقد اكتشفت واسمتين وراثيتين — هما: DorE4.6، و DorB5.3 — مرتبطتين بـ QTLs ثابتة؛ بما يمكن أن يساعد فى تهريم جينات فترة السكون حسب الطول المرغوب لها (Li وآخرون ٢٠١٨).

وقد درست وراثة هذه الصفة فى التلقيح:

S. tuberosum (Group Phureja) × *S. tuberosum* (Group Stenotomum)

كان كلا الأبوين من الطرز الثنائية، إلا أن درنات مجموعة Phureja تتميز بفترة السكون القصيرة، بعكس درنات مجموعة Stenotomum التى تتميز بفترة السكون الطويلة.

وقد وجد أن التباين الوراثى كان عاليًا، وأن معظمه كان تباينًا إضافيًا، وقدرت درجة التوريث على النطاق الضيق بنحو ٧٣٪ (Thompson وآخرون ١٩٨٠).

واستُخدم النوعان *S. chacoense*، و *S. berthaultii* فى دراسة وراثة صفتى طول فترة السكون والسيادة القمية، أدت إلى اكتشاف تباينات وراثية فى الصفتين، ووجود ارتباط عالٍ (٠,٨٠) بينهما. ووجدت QTLs للصفتين على نفس الموقع أو على مواقع متماثلة على الكروموسومات 2، و 3، و 5، و 7، كانت تفسر من ٩,٥ ٪ إلى ١٦,٣٪ من تباين الشكل المظهرى. وتُعد الـ QTLs على الكروموسومات 2، و 3، و 7 مرشحة للاستخدام فى الانتخاب للصفتين سواء لتقصير أو لزيادة طول فترة السكون؛ ومن ثم إسراع أو تأخير التزريع (Bisognin وآخرون ٢٠١٨).

زيادة الحلاوة عند التخزين البارد

تقوم إنزيمات الإنفرتيز invertases بتحويل السكر إلى جلوكوز وفراكتوز، ولذلك الأمر أهميته فى البطاطس. وعلى الرغم من نشاط تلك الإنزيمات أثناء التخزين البارد، وبما يترتب على ذلك من زيادة حلاوتها — وذلك نوع من استجابة التأقلم لشدِّ البرودة — فإن ذلك التحول يؤثر سلبيًا على جودة الشبس والبطاطس المحمرة التى تجهز منها.

وأمكن التعرف على إنزيمين مفتاحيين مسئولين عن تراكم السكريات المختزلة بالدرنات أثناء التخزين البارد. فقد وُجد أن السلالات التى تُنتج الإنزيمات النظيرة A-II isozymes of UDP-glucose pyrophosphorylase مع نشاط منخفض للإنزيم vacular acid invertase أظهرت مقاومة لزيادة الحلاوة أثناء التخزين البارد؛ حيث تُنتج كميات أقل من السكروز، وهو الذى يتحلل بعد ذلك إلى السكريات المختزلة غير المرغوب فيها:

الجلوكوز والفراكتوز. وقد استُخدم تحليل هذين الإنزيمين فى التقييم لما تكون عليه حلاوة الدرنات عند التخزين البارد بنجاح فى التوقع بلغ ٩٤٪ (Gupta ٢٠١٧).

وقد أُجرى تقييم شمل أكثر من ٦٠٠ صنف وسلالة من البطاطس لمقاومة تراكم السكر بدرناتها بعد تعريضها لحرارة ٤ ْم لمدة شهرين أو أربعة أشهر، وأمكن تمييز تباين كبير فى صفة تراكم السكريات المختزلة بين العالى جدًّا، كما فى Red Dakota، و Atlantic، والمقاومة المعتدلة (المقبولة) لتراكم السكريات المختزلة كما فى Lindsey، و V401، و V402، و Gladiator (Harvey ١٩٩٨).

كما أُجرى تقييم لأكثر من ٥١٠٠ نسل لنباتات مفردة وأنتخب تسعة منها تميزت بالمحصول العالى والكثافة النوعية العالية للدرنات مع القدرة على إنتاج شبس جيد النوعية بعد التخزين على ٤ ْم (Thill & Pelquin ١٩٩٥).

وأمكن التعرف على QTLs ذات صلة بمحتوى الدرنات من كلٍ من الجلوكوز والفراكتوز والسكروز على جميع كروموسومات البطاطس، وكانت معظم الـ QTLs الخاصة بمحتوى الجلوكوز فى نفس مواقع تلك الخاصة بمحتوى الفراكتوز، وكانت تلك الـ QTLs ترتبط بالجينات المسئولة عن تمثيل السكريات (Menendez وآخرون ٢٠٠٢).

وفى دراسة أخرى .. أمكن التعرف على QTLs لمحتوى درنات البطاطس من السكر، وجودة الشبس، وارتباط ذلك بثلاثة جينات invertase مستقلة. وتبين وجود تباينات طبيعية كبيرة فى آليات خمسة من جينات invertase البطاطس، وهى التى قد تلعب دورًا فى زيادة الحلاوة عند التخزين البارد (Draffehn وآخرون ٢٠١٠).

وقد أمكن انتخاب سلالات من تهجينات بين بطاطس أحادية وأنواع برية كانت صالحة لعمل الشبس بعد التخزين البارد (Oltmans & Novy ٢٠٠٢).

كما أمكن إنتاج خمس سلالات خضرية من البطاطس تُعطى شبس بلون مقبول بعد تخزينها على ٤,٤ ْم لمدة ثلاثة شهور. وقد وُجد بعد التخزين أن محتوى درناتها من الجلوكوز والفراكتوز كان منخفضًا مقارنة بمحتواهما فى الأصناف القياسية. أما مستوى

السكروز فى تلك السلالات فكان إما مماثلاً لمستواه فى الأصناف القياسية أو أعلى كثيرًا (Jansky وآخرون ٢٠١١).

التلون البنى الإنزيمى، والتحلل الحرارى الداخلى، والبقع السوداء

يؤدى تأكسد المركبات الكيميائية مثل الحامض الأمينى تيروزين tyrosine بصفة أساسية — وأيضًا حامض الكلوروجنك chlorogenic acid — بالإنزيم phenolase إلى إنتاج تلون بنى ضارب إلى الحمرة أولاً، لا يلبث أن يتحول إلى لون بنى داكن. ولا يحدث هذا التلون الإنزيمى إلاّ إذا قُطعت أو خُدشت الدرنة أو تعرضت للكدمات. وتتباين الأصناف كثيرًا فى شدة ظهور التلون، الذى يعرف — كذلك باسم التحلل الحرارى الداخلى والبقع السوداء، وتزداد أهمية هذا التلون مع الزيادة المطردة فى منتجات البطاطس المجهزة.

ويُعد التحلل الحرارى الداخلى internal heat necrosis من العيوب الفسيولوجية التى تظهر على درنات البطاطس فى صورة بقع أو مساحات بنية اللون فى الخلايا البارانشيمية قريبًا من الطرف القمى الدرنة، وتشمل فى الحالات الشديدة كل النسيج البارانشيمى.

وقد وُجد أثناء التخزين البارد على ٣ْم لمدة ثمانى أشهر أن ثلاثة تراكيب وراثية أنتجت صبغات الميلانين المسئولة عن البقع السوداء، وكان ذلك مصاحبًا بزيادة فى نشاط الإنزيمات المسئولة عن تمثيل النيتروزين بادئ الميلانين (Sabba & Dean ١٩٩٦).

وتبين أن أفضل وسيلة للتقييم للبقع السوداء الداخلية internal blackspot فى برامج التربية هى بحك الدرنات أو كشطها (عن Tarn وآخرين ١٩٩٢).

ولقد وُجد أن السلالات المنتخبة لمقاومة النيماتودا الذهبية كانت أقل فى محتواها الفينولى وتلونت بدرجة أقل عن السلالات غير المقاومة.

كما وجدت صفة عدم حدوث تلون إنزيمى فى السلالة المكسيكية الرباعية التضاعف 2EBN من *S. hijrtingii* (عن Tarn وآخرين ١٩٩٢).

ويُعد الصنفان Atlantic، و NorValley من الأصناف التى تقاوم الإصابة بالبقع السوداء الداخلية بدرجة عالية، ولكن يوجد عديد من الأصناف التى تقاوم هذا العيب الفسيولوجى بدرجة متوسطة، ومنها:

Chipeta	Ivory Crisp
Norland	Red LaSoda
Shepody	Yukon Gold

يتميز النوع البرى *S. hjertingii* بأن درناته لا يحدث بها تلون بنى إنزيمى ولا يظهر بها بقع سوداء black spots عند تعرضها للكدمات، وكلاهما من العيوب الفسيولوجية التى يكون مردها لنشاط الإنزيم polyphenol oxidase (وهو: catechol oxidase)، الذى يترتب عليه إنتاج المركبات الفينولية فى خلايا القشرة. وتبين انخفاض محتوى درنات هذا النوع كثيرًا فى نشاط واحد على الأقل من الـ polyphenol oxidases عما فى البطاطس (Sim وآخرون ١٩٩٧).

إن المقاومة لظهور البقع السوداء blackspot — جراء التعرض للكدمات — فى النوع البرى *S. hjertingii* جرى استخدامها فى التربية لنقل تلك الصفة إلى البطاطس المنزرعة. وفى برنامج للتربية أمكن انتخاب سلالة سداسية التضاعف لم يحدث فيها تلون بنى قوى عند تعرضها للكدمات. وقد استخدمت تلك السلالة — بدورها — فى تهجينات مع البطاطس (تلقيحات 4x-6x)، وكانت قدرة نباتات الجيل الرجعى الأول على إنتاج صبغة الميلانين melanin ضعيفة، وتبين أنها صفة سائدة، ولم يمكن إرجاع ذلك إلى ضعف فى نشاط إنزيم البولى فينول أوكسيديز فيها (Culley وآخرون ٢٠٠٢).

وفى دراسة وراثية على كل من صفتى التلون البنى الداخلى والكثافة النوعية فى مختلف أحجام الدرنات، وُجد ما يلى:

حجم الدرنة	درجة التوريث على النطاق العريض بصفات		
	ظهور التلون البنى الداخلى من عدمه	شدة ظهور الصفة	الكثافة النوعية
٣ (قطر ٦٤–٨٣ مم)	٠,٨٣	٠,٩٠	٠,٧٧
٤ (قطر > ٨٣ مم)	٠,٨٨	٠,٩٢	٠,٨٦

أما درجة توريث صفة المحصول على النطاق العريض فكانت ٠,٨٦ وكان الارتباط بين صفة ظهور التلون البنى من عدمه وشدتها عاليًا.

ويُستدل من نتائج الدراسة إمكان الجمع بالتربية بين صفات المحصول العالى والكثافة النوعية العالية مع المقاومة للتلون البنى الداخلى (Henninger وآخرون ٢٠٠٠).

وقد أمكن تحويل البطاطس وراثيًّا بـ RNA الإنزيم polyphenose oxidase (sense أو antisense)، مما جعلها يقل فيها التلون البنى الإنزيمى، وكان هذا الانخفاض فى التلون مرتبطًا بالانخفاض فى نشاط إنزيم البولى فينول أوكسيديز (Coetzer وآخرون ٢٠٠١).

الفصل التاسع

التربية لمقاومة أمراض النمو الخضرى الفطرية

التربية لمقاومة الندوة المتأخرة

طُرز المقاومة

يسبب فطر *Phytophthora infestans* مرض الندوة المتأخرة فى البطاطس. ويتوفر طرازان من المقاومة لهذا الفطر؛ هما:

أ- مقاومة أفقية، أو عامة، أو غير متخصصة، وتوجد فى تحت النوع *S. tuberosum* ssp. *andigena*، وهى صفة كمية، يتحكم فيها عدة جينات لكل منها تأثير بسيط.

ب- مقاومة رأسية، أو متخصصة، وتوجد فى النوع *S. demissum*.

لا تدوم المقاومة الرأسية لأكثر من موسمين إلى ثلاثة مواسم زراعية؛ بسبب تكوين الفطر المسبب للمرض لسلالات جديدة تكون قادرة على كسر المقاومة، بينما تكون المقاومة الأفقية ثابتة؛ حيث لا يتوفر أى دليل على فقد المقاومة من الأصناف ذات المستوى العالى من المقاومة الأفقية (Thurston ١٩٧١).

وجدير بالذكر أن الفطر *P. infestans* يُعد heterothallic، ويوجد منه طرازين للتزاوج: A1، و A2 يلزمان معًا لإتمام التكاثر الجنسى، المسئول عن كثرة السلالات الفسيولوجية للفطر. وبينما يوجد طراز التزاوج A1 فى جميع أنحاء العالم، فإن الطراز A2 كان يُعتقد بعدم تواجده إلاّ فى المكسيك، ولكنه اكتُشِف أخيرًا فى عديد من دول العالم (عن Tarn وآخرين ١٩٩٢).

إن من أكبر المشاكل التى تواجه التربية لمقاومة هذا الفطر قدرته على إنتاج سلالات جديدة قادرة على كسر جينات المقاومة الرئيسية؛ ولذا.. فقد تغير الاهتمام من التربية

للمقاومة غير الثابتة التى يتحكم فيها جينات رئيسية (المقاومة الرأسية) إلى التربية للمقاومة الكمية فى وراثتها (أو مقاومة الحقل أو المقاومة غير المتخصصة، أو المقاومة الأفقية) التى تكون ثابتة وليست خاصة بسلالات معينة، وتستمر فاعليتها لفترات أطول. وقد ذُكر أن التأثيرات المتبقية للجينات الرئيسية بعد أن تتغلب عليها سلالات الفطر المقابلة.. هذه الجينات تستمر فى توفير مستوى منخفض نسبيًّا من المقاومة، وأن تراكم لمثل هذه الجينات "المهزومة defeated" قد يوفر مستوى لا بأس به من المقاومة الأفقية.

ترتبط مقاومة الحقل غالبًا بالتأخر فى اكتمال النمو، وربما قد انتقلت الصفتان معًا من مصادر المقاومة غير المتأقلمة على الفترة الضوئية (عن Tarn وآخرين ١٩٩٢). ويتحكم فى مقاومة الحقل جينات عديدة، وتتوفر مصادرها — هى الأخرى — فى *S. demissum* وفى أنواع أخرى برية ومتنوعة (Opena ١٩٩٠).

ونظرًا لاحتواء كثير من الأنواع البرية على جينات رئيسية وثانوية للمقاومة فإنه يتعين التمييز بين نوعى المقاومة، وهو ليس بالأمر السهل.

هذا.. وقد يُكسب جين واحد للمقاومة الجزئية نفس مستوى تأثير مجموعة من الجينات الثانوية.

طرق التقييم للمقاومة

يمكن إجراء التقييم لمقاومة الندوة المتأخرة فى المختبر أو فى الحقل. ففى المختبر توضع أقراص صغيرة من ورق ترشيح مبللة بمعلق جراثيم الفطر على وريقات مفصولة من السلالات التى يُرغب فى تقييمها، وتُحضّن الوريقات فى حجيرات خاصة تُحافظ على الرطوبة النسبية إلى أن يبدأ تجرثم الفطر. ويمكن معاملة الأوراق المفصولة بالهرمونات لحثها على التجذير، حيث يمكن استمرار زراعة الأوراق المجذرة فى التربية للفترة التى تكفى لاستعمالها فى اختبارات المقاومة تحت ظروف الحقل.

أما فى الحقل، فإن التقييم يمكن إجراؤه فى المناطق التى تُعرف بحدوث المرض فيها بزراعة السلالات التى يُراد اختبارها مع أصناف تُعرف قابليتها للإصابة وأخرى تعرف

بمقاومتها. وللتقييم الحقلى مُحدِّداته نظرًا لأن التقييم للمقاومة يكون — فقط — ضد السلالات المتواجدة من الفطر فى الحقل، ولذا.. يتعين إجراء التقييم الحقلى فى المناطق التى تُعرف بكثرة تواجد السلالات الفسيولوجية للفطر فيها (عن Poelham & Sleper ٢٠٠٥).

ولقد قورنت طرق تقييم أُجريت فى الصوبة وفى المختبر لمقاومة النمو الخضرى للبطاطس للندوة المتأخرة، وذلك على ١٥ صنفًا وسلالة تربية متقدمة تُعرف — سلفًا — بمقاومتها الحقلية للمرض. تضمنت طرق التقييم فى الصوبة للنباتات وهى فى عدة مراحل عمرية، وتقييم مختبرى على أوراق مفصولة، وعلى أقراص ورقية وعقل ساقية. ولقد أعطى التقييم فى الصوبة للنباتات وهى بعمر ٧–١١ أسبوع من الزراعة — قريبًا من وقت الإزهار — أفضل ارتباط بنتائج التقييم الحقلى، لكن وُجدت اختلافات جوهرية فى شدة الإصابة بين مختلف اختبارات الصوبة. وسمحت طريقة التقييم فى الصوبة باختبار عدة مكونات للمقاومة الجزئية، مثل كفاءة الإصابة، ومعدل نمو البقع المرضية، وهى الصفات التى قد تتباين بين الأصناف. أما الاختبارات المعملية فإنها أعطت نتائج كانت الثقة فيها أقل من الثقة فى نتائج اختبارات الصوبة، وذلك فيما يتعلق بالتقييم العام للمقاومة الجزئية، لكنها يمكن أن تُفيد فى قياس مكونات خاصة للمقاومة. وفى كل الحالات يجب أن تتضمن اختبارات التقييم للمقاومة أصنافًا قياسية يُعرف جيدًا تفاعلها مع الفطر المرض لتكون مرجعية تحت ظروف التقييم (Dorrance & Inglis ١٩٩٧).

هذا.. ويُعد موقع الورقة على النبات أكثر العوامل تأثيرًا فى مقاومتها للندوة المتأخرة؛ حيث تُعد الأوراق القمية أكثر مقاومة بوضوح عن الأوراق القاعدية، ولم يكن لأى من عمر الورقة أو عمر النبات سوى تأثير محدود على المقاومة؛ وبذا.. فإن مقاومة أى ورقة معينة ظلت ثابتة طوال حياتها. ولقد بدا أن الزيادة التدريجية فى مقاومة الندوة المتأخرة من الأوراق القاعدية باتجاه الأوراق القمية كان تأثيرًا عامًّا أيًّا كان الصنف المزروع أو ظروف النمو أو اختبار المقاومة. ولذا.. يجب أخذ موقع الورقة فى

الحسبان فى اختبارات المقاومة للندوة المتأخرة لتجنب الحصول على نتائج خاطئة بخصوص الاختلافات بين الأصناف، بينما قد يكون مردها إلى اختلافات فى موقع الأوراق (Visker وآخرون ٢٠٠٣).

مصادر المقاومة

يُعد *S. demissum* المصدر الرئيسى للمقاومة فى معظم الأصناف الأوروبية. ومن الأنواع الأخرى التى أسهمت فى المقاومة فى الأصناف الحديثة كلاً من *S. tuberssum* ssp. *andigena*، و *S. stoloniferum*، و *S. vernei*، و *S. verrucosum*. ووُجدت المقاومة فى عدد كبير آخر من أنواع الجنس *Solanum* المكونة للدرنات.

ويتركز تواجد الأنواع العالية المقاومة الأفقية فى مراكز التباين الوراثى فى المكسيك وبوليفيا والأرجنتين (عن Tarn وآخرين ١٩٩٢).

ولقد أوضحت دراسة أُجريت على نسل تلقيح مع النوع البرى *S. commersonii* وجود انعزالات فى جينات R للمقاومة الرأسية للفطر *P. infestans* (Micheletto وآخرون ١٩٩٩).

وحديثًا اتجهت الدراسات نحو البحث عن أنواع تحمل جينات نوعية وكمية للمقاومة، وُجد ١٨ نوعًا منها، وكان أفضلها الأنواع: *S. cardiophyllum*، و *S. piurae*، و *S. circefolium*، و *S. stoloniferum*، و *S. polyadenium*. ومن الأنواع البرية التى لم يكن قد سبق تقييمها لجينات المقاومة الكمية وأظهرت مستوى عالٍ من المقاومة الأنواع: *S. urubambae*، و *S. violaceimanoratum*، و *S. cantense*، و *S. cajamarquense*، و *S. orophilum* ، و *S. velaedei* (عن Hermanová وآخرين ٢٠٠٧).

ويُبين جدول (٩-١) عددًا من سلالات الأنواع البرية المقاومة للندوة المتأخرة، والتى يُحتفَظُ بها فى مركز البطاطس الدولى CPC فى بيرو.

جدول (٩–١): سلالات لأنواع برية يُحتفظ بها فى الـ CPC (مركز البطاطس الدولى فى بيرو)، وتُعد على درجة عالية من المقاومة للندوة المتأخرة (عن Bradshaw & Ramsey ٢٠٠٥).

النوع	دولة المنشأ	السلسلة	السلالة
S. alandiae	الأرجنتين – بوليفيا – شيلى	Tuberosa	7324
S. berthaultii	بوليفيا	Tuberosa	3607,4036
S. cardiophyllum	المكسيك	Pinnatisecta	7510
S. chacoense	الأرجنتين – بوليفيا – باراجواى– أوروجواى	Yungasensia	7211
S. commersonii	الأرجنتين – البرازيل – أوروجواى	Commersoniana	5858
S. demissum	المكسيك	Demissa	2102,2103
S. fendleri	المكسيك – الولايات المتحدة	Longipedicellata	4020
S. hougasii	المكسيك	Demissa	7049,7050
S. iopetalum	المكسيك	Demissa	7055
S. microdontum	الأرجنتين	Tuberosa	4048
S. polytrichon	المكسيك	Longipedicellata	7087
S. papita	المكسيك	Longipedicellata	7076 to 7080 7083 to 7085
S. semidemissum	المكسيك	Demissa	7103
S. stoloniferum	المكسيك	Longipedicellata	9,1332,2093, 2243,2619,2713, 2714,4013,4018, 7082,2113, 7197,7213
S. verrucosum	المكسيك	Tuberosa	

وتُعد بعض سلالات المجموعة رقم ٨ من *Solanum phureja* مصادر جيدة للمقاومة الأفقية التى تخلو من أى جينات رئيسية للمقاومة، ومن بين تلك الموصى بها

كمصدر للمقاومة الأفقية فى برامج التربية السلالات: BOM 532، و HSO 197، و HSO 198 (Revelo وآخرون ١٩٩٧).

وأوضحت دراسة أُجريت على ٦٠ سلالة ثنائية ورباعية التضاعف لعديد من الأنواع البرية أن *S. microdontum*، و *S. sucrense* من أفضل مصادر المقاومة للندوة المتأخرة (Bisognin & Douches ٢٠٠٢).

وتتوفر أصناف مكسيكية من البطاطس تتميز بمقاومتها الجيدة الدائمة (الـ durable) للندوة المتأخرة؛ حيث تبقى لفترات طويلة تحت ظروف الحقل دون أن تظهر عليها تحللات بالأوراق. ومن بين أهم تلك الأصناف كلاًّ من: Sangema، و Tollocan. ويُعتقد بأن مقاومة الحقل فى هذين الصنفين وغيرهما مصدرها النوع البرى *S. demissum* بصفة أساسية (Grünwald وآخرون ٢٠٠٢).

وتبين أن بعض سلالات النوع البرى *Solanum verrucosum* تحمل مقاومة قوية للإصابة بالفطر *P. infestans* فى النموات الخضرية، بينما كانت بعض السلالات الأخرى قابلة للإصابة. وكانت معظم السلالات غير مقاومة لإصابة الدرنات بالفطر، باستثناء سلالة واحدة، هى: PI 570643 التى كانت مقاومة لإصابة الدرنات بينما كانت مقاومتها لإصابة النموات الخضرية قليلة؛ بما يعنى عدم ارتباط حالتى المقاومة فى هذا النوع (Liu & Halterman ٢٠٠٩).

ولقد أُجرى تقييم لمقاومة الندوة المتأخرة فى منطقة تحدث فيها الإصابة بالمرض بدرجة عالية. شمل التقييم ٣٦ صنفاً، كان منها ٣٢ صنفاً محليًّا تنتمى للأنواع *S. tuberesum* (صنف واحد)، و *S. andigena* (١٨ صنفاً)، و *S. juzepezukii* (صنفان)، و *S. stenotomum* (٩ أصناف)، و *S. ajanhuiri* (صنفان)، وكانت الأصناف الأربعة الباقية متحصل عليها من برامج تربية، وكان إحداها الصنف الهولندى Alpha ككنترول شديد القابلية للإصابة.

وقد اختُبرت تسع عزلات من حقول البطاطس المجاورة للتعرف على مدى ضراوتها على جينات المقاومة R1 إلى R11 باستعمال ٢٢ صنفًا مفرقًا. وقد مثَّلت العزلات التسع سبع سلالات بشدة ضراوة تراوحت بين ٧ إلى ١٠. وقد كانت جميع العزلات ذات ضراوة على الجينات R1، و R2، و R3، و R7، و R10، و R11 بينما غابت الضراوة على الجين R 9 .

ومن بين أصناف *S. andigena* المختبرة وُجدت مستويات جيدة من المقاومة الحقلية. وقد تباينت مقاييس المقاومة الحقلية [فترة الحضانة (٣ $\frac{1}{2}$ — ٦ أيام)، وحجم البقعة المرضية (٢,٢٥–٢٠ مم^2)، ومعدل نمو البقعة (٦ أضعاف)، والمساحة النسبية التى يحدث فيها التجرثم (١٠ أضعاف)] بين الأصناف (Gabriel وآخرون ٢٠٠٧).

كما قيمت ١٥٤ سلالة برية من البطاطس لمقاومة الندوة المتأخرة، كذلك قيم بعضها لمقاومة فيروسى البطاطس X، و Y.

وقد وجدت مستويات عالية من مقاومة الأوراق للندوة المتأخرة فى سلالات البطاطس التالية:

١– سلالات من أنواع تنتشر فى أمريكا الوسطى، وتشمل *S. antipovichii*، و *S. cardiophyllum*، و *S. demissum*، و *S. guerreroense*، و *S. neoantipovichii*، و *S. papita*، و *S. pinnatisectum*، و *S. polytrichon*، و *S. stoloniferum*، و *S. verrucosum*.

٢– سلالات من أنواع تنتشر فى أمريكا الجنوبية، وتشمل: *S. berthaultii*، و *S. microdontum*، و *S. ruiz-ceballosii*، و *S. simplicifolium*، و *S. vernei*.

كما وجدت مستويات عالية من مقاومة الدرنات للندوة المتأخرة فى السلالات البرية التالية:

١- سلالات من أنواع تنتشر فى أمريكا الوسطى، وتشمل: *S. cardiophyllum*، و *S. neoantipovchii*، و *S. papita*، و *S. polytrichon*، و *S. pinnatisectum*، و *S. trifidum*.

٢- سلالات من أنواع تنتشر فى أمريكا الجنوبية، وتشمل: *S. acaule*، و *S. berthaultii*، و *S. kurtizanum*، و *S. ruiz-ceballosi*.

كذلك أظهرت سلالات قليلة من كل من *S. dimissum*، و *S. guerreroense*، و *S. neoantipovichii*، و *S. stoloniferum* مقاومة لكل من الندوة المتأخرة، و PVX، وسلالتين أو ثلاث من PVY (Zoteyeva وآخرون ٢٠١٢).

كذلك أُجرى تقييم شمل ٤٦٨ صنفاً وسلالة مزروعة وبرية من الجنس *Solanum* لمقاومة الندوة المتأخرة، وأمكن تحديد ١٩ سلالة كان مستوى مقاومتها للندوة المتأخرة أفضل من مستوى مقاومة الصنف القياسى المقاوم Chucmarina، أو مماثلاً له. وأظهرت نتائج الدراسة وجود تباين مستمر فى المقاومة دونما دليل يُعتد به على وجود جينات رئيسية فعالة فى المقاومة. هذا.. وقد تساوت مختلف الأنواع البرية مع البطاطس فى وجود تباين مستمر فى المقاومة بين السلالات (Pérez وآخرون ٢٠١٤).

وتحمل نباتات النوع الثنائى التضاعف *S. chacoense* درجة عالية من المقاومة الأفقية للندوة المتأخرة، يتحكم فيها جينات جديدة لم يسبق التعرف عليها من قبل (Chakrabarti وآخرون ٢٠١٤).

وراثة المقاومة وسلالات الفطر الفسيولوجية

تتحكم جينات R فى المقاومة بفرط الحساسية للفطر *P. infestans*، وهى التى حُصِلَ عليها من النوع البرى المكسيكى السداسى التضاعف (٢ ن = ٤ س = ٧٢) *S. demissum*، ويعرف منها ١١ جينًا رئيسيًّا. وتلك المقاومة متخصصة على سلالات محددة من المسبب المرضى، وتُفقد بسهولة أمام السلالات التى تعمل ضدها. ويوضح جدول (٩-٢) تفاعل المقاومة والقابلية للإصابة لأربع من جينات R مع مختلف سلالات الفطر المرض (عن Opena ١٩٩٠).

جدول (٩–٢): تفاعل بعض جينات **R** للمقاومة الرأسية مع سلالات الفطر ***P. infestans*** مسبب مرض الندوة المتأخرة [أ].

التركيب الوراثى للبطاطس	سلالات الفطر							
	0	**1**	**2**	**3**	**4**	**1,2**	**1,3**	**1,4**
r	S	S	S	S	S	S	S	S
R_1	R	S	R	R	R	S	S	S
R_2	R	R	S	R	R	S	R	R
R_3	R	R	R	S	R	R	S	R
R_4	R	R	R	R	S	R	R	S
R_1R_2	R	R	R	R	R	S	R	R
R_1R_3	R	R	R	R	R	R	S	R
R_1R_4	R	R	R	R	R	R	R	S

أ–**R**: مقاوم **resistant**، و**S** : قابل للإصابة **susceptible**.

وأمكن التعرف على جين جديد لمقاومة الندوة المتأخرة، وذلك فى سلالة من النوع *Solanum dulcamara*، الذى ينمو بريًّا فى أوروبا، وقد أُعطى الرمز Rpi-dlc1 (Golas وآخرون ٢٠١٠).

ولقد أظهرت البطاطس الحاملة للجين $R_{pi\text{-}ber}$ – المتحصل عليه من *Solanum berthaultii* – والمسئول عن المقاومة للندوة المتأخرة – مقاومة عالية ضد سلالة الفطر *Phytophora infestans* غير المتوافقة مع هذا الجين، وكانت درناتها منيعة ضد تلك السلالة (Mayton وآخرون ٢٠١١).

ولقد أمكن تحديد مواقع عديد من جينات R والـ QTLs المتحكمة فى المقاومة، كما أمكن عزل بعضها للاستفادة منها فى إسراع برامج التربية للمقاومة (Tiwari وآخرون ٢٠١٣).

ونقدم فى جدول (٩–٣) حصرًا بجينات المقاومة للندوة المتأخرة، والـ QTLs الخاصة بتلك الجينات والكروموسومات الحاملة لها (Park وآخرون ٢٠٠٩).

جدول (٩-٣): جينات المقاومة للندوة المتأخرة والـ QTLs الخاصة بها، والكروموسومات الحاملة لها.

النوع مصدر الجين	الجين والـ QTL	الكروموسوم الحامل له
Solanum tuberosum	Pi_QTL	III
Solanum tuberosum	Pi_QTL	IV
Solanum microdontum		
Solanum demissum	R2	
Unknown	R_2-like	
Unknown	Rpi-abpt	
Solanum bulbocastanum	Rpi-blb3	
Solanum tuberosum	Pi_QTL	V
Solanum demissum	R1	
Solanum tuberosum	Pi_QTL	VI
Solanum bulbocastanum	Rpi-blb2	
Solanum phureja	Pi_QTL	VII
Solanum pinnatisectum	Rpi1	
Solanum tuberosum	Pi_QTL	VIII
Solanum bulbocastanum	RB/Rpi-blb1	
Solanum tuberosum	Pi_QTL	IX
Solanum mochiquense	Rpi-mqa 1	
Solanum phureja	Rpi-phu 1	
Solanum berthaultii	R_{ber}	X
Solanum tuberosum, *Solanum paucissectum*	Pi_QTL	XI
Solanum demissum	R3(R3a&R3b)	
Solanum demissum	R5	
Solanum demissum	R6	
Solanum demissum	R7	
Solanum demissum	R8	
Solanum demissum	R9	
Solanum demissum	R10	
Solanum demissum	R11	
Solanum phureja	Pi_QTL	XII

يُعد صنف البطاطس Sárpo Mira من الأصناف عالية الكفاءة فى مقاومة الندوة المتأخرة. وقد أمكن تحديد جين له تأثير قوى على المقاومة فى هذا الصنف، يقع فى نهاية الكروموسوم XI فى جدار الجين R3. وأظهرت الواسمة 45/XI أقوى ارتباط مع جين المقاومة (Tomczyńska وآخرون ٢٠١٤).

ولقد أظهرت دراسة وراثية أن القدرة العامة على التآلف لصفة المقاومة للندوة المتأخرة كانت جوهرية وغالبة؛ بما يعنى أهمية التأثير المضيف للجينات؛ هذا.. بينما كانت القدرة الخاصة على التآلف جوهرية فقط للتلقيحات بين آباء مقاومة، لكنها لم تكن جوهرية للتلقيحات بين آباء مقاومة وأخرى قابلة للإصابة. وفى كل الحالات لم توجد تأثيرات جوهرية للتلقيحات العكسية. كان الصنف C88 الأفضل كمتآلف عام لصفة المقاومة للندوة المتأخرة. ولقد ظهرت أدلة على أن الجينات الرئيسية R1، و R3a، و Rpi-blb1 ليست كافية لتأمين مستوى جيد من المقاومة للعزلة التى استُخدمت فى الدراسة. كذلك وضح أن مقاومة الصنف C88 كان مردها — غالبًا — لحملة للجين R2، وهو الذى ربما كان هو العامل الوراثى الرئيسى الذى يُكسب هذا الصنف مقاومة جيدة. وأخيرًا.. فقد بدا أن المقاومة للندوة المتأخرة تعتمد على الخلفية الوراثية (مجموع الجينات الرئيسية والثانوية) التى يؤثر التعبير عنها — مجتمعة — فى مستوى المقاومة (Tung وآخرون ٢٠١٨).

هذا.. ويُعد النوع *Solanum nigrum* (وهو حشيشة الـ black nightshade) على درجة عالية من المقاومة للفطر *P. infestans*. وقد دُرست وراثة المقاومة فى السلالة 984750019 (أو N19 منها)، وتبين أنها بسيطة وسائدة. وقد يمكن الاستفادة من هذا الجين بطرق التحويل الوراثى للبطاطس (Lebecka ٢٠٠٩).

العلاقة بين مقاومة النمو الخضرى ومقاومة الدرنات

تركزت معظم جهود التربية لمقاومة الندوة المتأخرة على مقاومة النمو الخضرى. وبينما توجد — كذلك — تباينات وراثية فى مقاومة الدرنات، فقد أُهمل هذا الجانب

من التربية لعدم توفر وسيلة سهلة وسريعة للتقييم للمقاومة. هذا.. ولا يعنى مقاومة النمو الخضرى للمرض أن الدرنات تكون مقاومة كذلك، على الرغم من أن انخفاض العدوى الآتية من النمو الخضرى تحد من إصابة الدرنات. هذا.. وتظهر إصابة النمو الخضرى الآتية من درنات مُصابة فى الأصناف القابلة للإصابة مبكرًا عما يحدث فى الأصناف المتوسطة المقاومة (عن Tarn وآخرين ١٩٩٢).

وتباينت نتائج الدراسات بشأن الارتباط بين مقاومة النمو الخضرى ومقاومة الدرنات؛ فقد اتضح من دراسة أُجريت على ٢٨ سلالة من البطاطس — فى معهد البطاطس الدولى — وجود ارتباط جوهرى (r = ٠,٥) بين مقاومة النموات الخضرية ومقاومة الدرنات للندوة المتأخرة.

ووُجد ارتباط بين مقاومة النمو الخضرى للندوة المتأخرة ومقاومة الدرنات؛ بما يعنى أن كلتا المقاومتين يتحكم فيها نفس الجينات أو إنه يتحكم فيهما جينات شديدة الارتباط. ولقد كان التباين البينى أكبر فى إصابات الدرنات عما فى إصابات النمو الخضرى. واقتُرح لزيادة كفاءة الانتخاب للمقاومة فى برامج التربية الانتخاب أولاً لمقاومة النمو الخضرى ثم غربلة ما تم انتخابه لمقاومة الدرنات (Stewart وآخرون ١٩٩٤).

ومن ناحية أخرى لم يوجد أى ارتباط بين مقاومة نموات البطاطس الخضرية ومقاومة درناتها للندوة المتأخرة (Ritter وآخرون ٢٠٠٩).

كما وجدت QTL فسَّرَت ٥٠٪ من التباين البيئى فى مقاومة النمو الخضرى للندوة المتأخرة فى سلالة البطاطس NY121، وكان موقعها فى الذراع السفلى من المجموعة الارتباطية V، لكن لم يمكن التوصل إلى أى علاقة بين الواسمات الخاصة بمقاومة النمو الخضرى وتلك الخاصة بمقاومة الدرنات (Mayton وآخرون ٢٠١٠).

طبيعة المقاومة

يوجد بأوراق النوع البرى *Solanum berthulltii* نوعان من الشعيرات الغدية، هما: طراز A، وطراز B يكسبانه مقاومة ضد الحشرات، كما وجد أيضًا أن لهما علاقة

بالمقاومة للفطر *P. infestans*. وقد أوضحت دراسة أُجريت على طرازى الشعيرات أن شدة المرض ترتبط سلبيًّا بطراز A، وبنشاط البولى فينول أوكسيديز الذى تفرزه غدد شعيرات ذلك الطراز، بينما لم يكن لشعيرات طراز B أو إفرازاتها دورًا يذكر فى المقاومة (Lai وآخرون ٢٠٠٠).

وتتوفر المقاومة للندوة المتأخرة فى السلالتين Oka 6320.9، و Oka 5632.11 من النوع *S. tarijense*، وهى مقاومة ترتبط بتراكم أعلى لكل من الفينولات واللجنين والكالوز callose، وحث قوى لنشاط الـ PPO والـ POX (Korgan وآخرون ٢٠١١).

هذا.. وتُنتج أوراق البطاطس المصابة بالفطر *P. infestans* مثبطٍ لإنزيم الـ serine protease (يأخذ الرمز: PLPKI)، ويتخصص على الـ proteases الميكروبية. ولقد وُجد ارتباط موجب بين مستويات الـ PLPKI ودرجة المقاومة الأفقية للندوة المتأخرة، حيث كان تراكمها أعلى ما يمكن فى السلالة الخضرية OKA 6532.11 التى تُعد عالية المقاومة. وهذا الارتباط مع قدرة الـ PLPKI على محو وإبطال نشاط الـ serine protease الذى يُفرزه الفطر *P. infestans* يعنى احتمال أن يكون للـ PLPKI دورًا نشطًا فى حماية البطاطس من هذا الفطر (Feldman وآخرون ٢٠١٤).

التربية للمقاومة

نُقلت جينات R — التى تتحكم فى المقاومة الرأسية (race specific) — إلى البطاطس من النوع البرى *S. demissum*، وكان أول تلقيح مع البطاطس فى عام ١٩٣٢، كما تمت الاستعانة بالنوع البرى *S. phureja* فى إنجاح التلقيح مع *S. demissum* فى عام ١٩٧٣، وحُصِل على أول صنف يحمل جينات المقاومة الرأسية R1، و R2، و R3 – وهو الصنف Pentland Dell — فى عام ١٩٦٠ (Bradshaw & Ramsey ٢٠٠٥).

تتوفر فى هذا النوع البرى السداسى التضاعف *S. demissum* سلسلة من جينات المقاومة للفطر، تأخذ الرمز العام R مع رقم؛ مثل R_1، و R_2 ، و R_3 ... إلخ. يؤدى

وجود هذه الجينات السائدة إلى إكساب العائل حالة فرط حساسية، تجعله يبدو منيعًا للإصابة تحت ظروف الحقل. وقد نقلت عدة جينات لمقاومة الفطر من النوع البرى إلى أصناف تجارية من البطاطس. فمثلاً.. يحتوى الصنف Kennebec على الجين R_1 الذى يكسب النباتات مقاومة لسلالات الفطر أرقام: صفر، و٢، و٣، و٤، ولكنه لا يكون مقاومًا للسلالات أرقام: ١، و١,٢، و١,٣، و١,٤. وبرغم أن الصنف الواحد قد يحتوى على جينات المقاومة: R_1، و R_2، و R_3، ويقاوم سلالات الفطر أرقام: ١، و٢، و٣ .. إلا أنه يكون قابلاً للإصابة بالسلالة المركبة١,٢,٣؛ لذا.. فقد توقف استخدام هذا الطراز من المقاومة للندوة المتأخرة فى برامج التربية.

وبينما حُصِلَ على ١١ جينًا للمقاومة الرأسية (R-genes) للندوة المتأخرة من النوع S. demissum، فإن مقاومة الحقل (أو المقاومة الأفقية) تتوفر فى عدة أنواع برية مكسيكية، مثل: *S. demissum*، و *S. phureja*، و *S. verrucosum*، و *S. bulbocastanum*، و *S. pinnatisectum*، و *S. cardiophyllum*، و *S. trifidum*. ويعد *S. demssium* الاختيار الأول كمصدر للمقاومة لكونه يحمل طرازا المقاومة (الرأسية والأفقية)، ولأنه يتهجن بسهولة مع البطاطس.

تتميز مقاومة الحقل فى استمراريتها فى مواجهة سلالات الفطر المرض — التى يكونُّها بكثرة – والتى تكون قادرة على كسر مقاومة جينات المقاومة الرأسية. هذا.. إلاّ أن مقاومة الحقل كمية — غالبًا — ويصعب التربية لها؛ حيث يتعين زراعة أعداد كبيرة من النسل لزيادة فرصة الحصول على الانعزالات المرغوب فيها، مع ضرورة توفير طريقة سهلة وسريعة للتقييم للمقاومة تسمح بتقييم الأعداد الكبيرة من النباتات.

هذا.. وتتأثر مقاومة الحقل كثيرًا بعوامل غير وراثة، مثل مرحلة النمو النباتى، وطول الفترة الضوئية، وشدة الإضاءة، والتغذية المعدنية. ولذا.. يتعين توحيد تلك العوامل جيدًا أثناء إجراء عملية التقييم والانتخاب خلال برنامج التربية.

كذلك فإن التربية لمقاومة الحقل يمكن أن تتعقَّد بتواجد جينات R رئيسية. وللتغلب على تلك المشكلة يتعين إما استخدام سلالات لا تحتوى على جينات R رئيسية، وإما إجراء الاختبار فى مواقع تُعرف بتواجد عديد من سلالات الفطر فيها؛ حيث تزداد فرصة تقابل سلالات من الفطر مع جينات R المحتمل تواجدها فى الأنسال المستخدمة فى التربية. ويتوفر مكان كهذا فى وادى تولوكا Toluca Valley فى المكسيك، وهى المنطقة التى أُجريت فيها عديد من برامج التربية لمقاومة الحقل.

ويبدو أن المقاومة للندوة المتأخرة فى النموات الخضرية ترتبط إيجابيًّا بمقاومة الدرنات، ومع ذلك.. تُعرف أصنافًا كثيرة تُصاب فيها النموات الخضرية، ولكن درناتها تكون متوسطة المقاومة. ومن ناحية أخرى.. لوحظ أن عديد من الأصناف التى تحمل جينات R رئيسية لمقاومة النمو الخضرى كانت درناتها قابلة للإصابة.

ولقد أُهملت تربية الدرنات لمقاومة الندوة المتأخرة على الرغم من تواجد قدر كبير من التباينات الصنفية فى المقاومة، وربما يرجع ذلك إلى عدم تطوير طريقة فعالة للتقييم لمقاومة الدرنات.

ويتعين الجمع فى برامج التربية بين مقاومة النموات الخضرية ومقاومة الدرنات، خاصة فى حالا مقاومة الحقل، وهى التى يبقى فيها الفطر متواجدًا لفترة طويلة فى النبات؛ مما يزيد من احتمال حدوث ضرر كبير بالدرنات إن لم تكن مقاومة كذلك (Opena ١٩٩٠).

هذا.. ويُعرف ما لا يقل عن ١٢ جينًا رئيسيًّا وعديد من الـ QTLs للمقاومة للندوة المتأخرة فى البطاطس، وتحتوى معظم الأصناف الحديثة على واحد أو أكثر من جينات المقاومة (Nowicki وآخرون ٢٠١٢).

إن حوالى ٨٠٪ من أصناف البطاطس المستخدمة فى الزراعة حاليًّا تحمل جينات لمقاومة الندوة المتأخرة نقلت إليها من أنواع، مثل: *S. demissum*، و *S. chacoense*، و *S. phureja*.

وتعتمد المقاومة النوعية للندوة المتأخرة على ١١ جينًا سائدًا من جينات R أُعطيت الرموز من R1 إلى R11، وتُحمل تلك الجينات على كروموسوم البطاطس 5، وتتسبب فى تفاعل فرط حساسية مع الفطر المرض. ولسوء الحظ فإن مقاومة جينات R لا تدوم، والأكثر منها دوامًا المقاومة الحقلية، وهى كمية وليست خاصة بسلالة معينة من الفطر. ولقد اكتشفت تلك المقاومة بداية فى النوعين المكسيكيين البريين *S. demissum*، و *S. stoloniferum*، ثم فى *S. phureja*، و *S. tuberosum* subsp. *andigena*. هذا.. إلاّ إنه يصعب نقل هذا النوع من المقاومة للبطاطس بطرق التربية التقليدية. وحديثًا اتجه التركيز نحو النوع *S. bulbocastanum* الذى وُجد أنه على درجة عالية من المقاومة لكل السلالات المعروفة من الفطر. وقد أمكن بالتحكم فى مستوى التضاعف واستخدام أنواع قنطرية تقل تلك المقاومة للبطاطس، لكن لم تُفرز برامج التربية أصنافًا تجارية مقاومة بعد.

وقد وُجد عندما هُجنت سلالة من النوع البرى *Solanum hougasii* مع سلالتين من البطاطس مقاومتين لمرض البقع الحلقية الفلينية أن الأنسال تتوفر فيها مقاومة غير متخصصة لسلالات معينة من الفطر *P. infestans* وشديدة الثبات، وذات درجة توريث عالية (Inglis وآخرون ٢٠٠٧).

ولقد أمكن الجمع بين جينى المقاومة للندوة المتأخرة: الضعيف $R_{pi-mcd1}$ المتحصل عليه من *Solanum microdontum*، والقوى R_{pi-ber} المتحصل عليه من *S. berthaultii* فى عشيرة بطاطس ثنائية التضاعف، وكانت المقاومة فيها أفضل وتأخرت الإصابة فيها جوهريًّا عما فى السلالات الى احتوت أى من الجينين منفردين. وبينما أخر الجين الضعيف الوصول إلى ٥٠٪ إصابة بمقدار ٣ أيام، فإن الجين القوى أخر الوصول إليها بمقدار ٣ أسابيع. وعلى الرغم من ضَعْف تأثير الجين $R_{pi-mcd1}$ فإن تهريمه مع الجين القوى كان له تأثير إضافى (Tan وآخرون ٢٠١٠).

وتتوفر فى سلالة البطاطس 3681ad1 مقاومة حقلية جيدة للندوة المتأخرة، وعندما هُجِّنت مع الصنف القابل للإصابة Katahdin، وجد أن النسل اختلف فى استجابته لثلاث عزلات من الفطر، وتبين أن المقاومة للعزلتين IPO-0، و 99018 كمية ويتحكم فيها QTLs، بينما تحكم فى المقاومة للسلالة 89148-9 جين واحد سائد R، أُعطى الرمز R10. وقد وُجد أن إحدى الـ QTLs الى تتحكم فى المقاومة للسلالتين IPO-0، و 99018 ترتبط بالجين R10 الذى يقع على الكروموسوم ١١ فى منطقة يوجد بها موقع مركب لمقاومة الندوة المتأخرة (Xu وآخرون ٢٠١٣).

وقد نُقلت المقاومة للندوة المتأخرة من نوع البطاطس البرى *Solanum × michoacanum* إلى البطاطس، ويتحكم فيها الجين $R_{pi-mch1}$ الذى يُحمل على الكروموسوم ٧. يوفر هذا الجين مستوى عالٍ من المقاومة إذ إن النباتات الحاملة له إما أنها لا تُظهر أى أعراض للإصابة بالفطر المسبب للمرض عند تعرضها له، أو أنها، لا يظهر عليها سوى بقع صغيرة متحللة (Sliwka وآخرون ٢٠١٢).

إن نباتات سلالة البطاطس MaR9 تحمل مقاومة ثابتة (دائمة durable) لمدى واسعٍ من سلالات الندوة المتأخرة. ومرد تلك المقاومة إلى حملها لما لا يقل عن سبعة جينات حصلت عليها من *S. demissum*، تتضمن الجينات R1، و $R_{pi-abpt1}$، و R3a، و R3b، و R4، و R8، وجين أو جينات أخرى لم تتحدد بعد، بالإضافة إلى جين يتحكم فى مقاومة نوعية أُعطى الرمز R9a، وتبين أنه يقع على الكروموسوم ٩ ضمن عنقود من جينات NBS-LRR مع تماثل للجين $Tm2^2$، كما وُجد- إلى جانب الجين R9a فى السلالة MaR9 — جينات أخرى ذات طبيعة كمية لم تتحدد هويتها الوراثية بعد (Jo وآخرون ٢٠١٥).

وأمكن بالتهجين بين سلالتى البطاطس 297+، و K41 انتخاب ثلاث سلالات من النسل مقاومة لكلٍ من الندوة المبكرة (التى يسببها الفطر *Alternaria solani*) والندوة المتأخرة (التى يسببها الفطر *P. infestans*. تُعد السلالة 297+ هى مصدر

المقاومة للندوة المبكرة، وقد حصلت على مقاومتها من *S. palustre*، والسلالة K41 هى مصدر المقاومة للندوة المتأخرة لحملها الجين RB الذى حصلت عليه من *S. bulbocastanum* (Meier وآخرون ٢٠١٥).

كذلك أمكن من انعزالات التهجين بين ثلاث سلالات من البطاطس والسلالة E53.61 (وهى aneuploid ناتجة من التهجين بين *S. hougosii* كأم والبطاطس، ثم التهجين الرجعى إلى البطاطس).. أمكن انتخاب ١٤ سلالة كانت أكثر مقاومة عن الأصناف القياسية لكل من الندوة المبكرة والندوة المتأخرة (Haynes & Qu ٢٠١٦).

ويُعد النوع البرى الثنائى التضاعف (٢ن= ٢س=٢٤) *Solanum bulbocastanum* عالى المقاومة للفطر *P. infestans* مسبب مرض الندوة المتأخرة. هذا.. إلاّ إنه بسبب أن رقم توازن الإندوسبرم بهذا النوع (وهو: ١) فإنه يستحيل تلقيحه جنسيًّا مع البطاطس. وقد أمكن دمج خلايا أوراق السلالة PI 245310 من *S. bulbocastanum* مع البطاطس الرباعية التضاعف (٢ن = ٤س = ٤٨) بالاستعانة بالـ PEG وحُصِلَ على هُجن سداسية التضاعف (٢ ن = ٦س = ٧٢)، كانت عالية المقاومة للندوة المتأخرة مثل النوع البرى. وقد أمكن تهجين أربعة من تلك الهجن مع صنفى البطاطس Katahdin أو Atlantic، وانعزلت نباتات التلقيح الرجعى الأول فى مقاومتها لسلالة الفطر US8، واستمر حدوث الانعزال فى المقاومة فى نباتات التلقيح الرجعى الثانى. ويستدل من ذلك أنه أمكن نقل مقاومة النوع البرى للبطاطس بالتهجين الجسمى، مع استمرار ظهور المقاومة بعد التهجينات الجنسية (Helgeson وآخرون ١٩٩٨). وقد وُجد أن مقاومة هذا النوع البرى للندوة المتأخرة تقع على الكروموسوم ٨ (Naess وآخرون ٢٠٠٠).

وقد أمكن استمرار تحسين مقاومة النمو الخضرى للندوة المتأخرة فى الهجين الثنائى التضاعف *S. phureja* – *S. stentomum* بالانتخاب المتكرر، مع استمرار الانتخاب بهذه الطريقة لدورات أُخرى. وعلى الرغم من انخفاض درجة التوريث على النطاق الضيق (h^2) فى عشيرة دورة الانتخاب الرابعة إلى ٠,٥٤ من ٠,٧٧ – ٠,٨٠ فى

العشائر السابقة، فإن درجة التوريث على النطاق العريض (H) استمرت عالية؛ حيث كانت ٠,٨٣ (Haynes & Qu ٢٠١٩).

التحويل الوراثى للمقاومة

حديثًا .. اتجه التفكير نحو عزل بعض جينات R واستخدامها فى التحويل الوراثى للأصناف التجارية. ومن أمثلتها جينات المقاومة R1، و RB، و Rpi-blb1، و CC-NBS-LRR التى عُزلت من النوعين *S. demissum*، و *S. bulbocastanum* (عن Hermanová وآخرين ٢٠٠٧).

لقد أمكن عزل الجين RB المسئول عن المقاومة للندوة المتأخرة فى النوع *Solanum bulbocastanum*، ونقل هذا الجين بطرق الهندسة الوراثية إلى سلالة البطاطس القابلة للإصابة MSE149-5Y؛ حيث أُنتجت ثلاث سلالات محولة وراثيًّا أظهرت مقاومة للمرض تحت ظروف الحقل (Kuhl وآخرون ٢٠٠٧).

وفى دراسة أخرى حُصِلَ على نتائج مماثلة لما سبق عندما نقل الجين إلى البطاطس، إلاّ أن المقاومة اقتصر ظهورها على النموات الخضرية، ولم تظهر على الدرنات المحولة وراثيًّا، ولم يظهر أى تأثيرات سلبية لعملية التحويل الوراثى على حجم الدرنات أو المحصول عندما حُوِّلت عديد من الأصناف التجارية بهذا الجين (Halterman وآخرون ٢٠٠٨).

كما أمكن تحويل البطاطس وراثيًّا بجين لمقاومة الندوة المتأخرة (الجين: R_{pi-bt1}) نقل إليها من النوع البرى *Solanum bulbocastanum* (Oosumi وآخرون ٢٠٠٩).

لقد أظهرت البطاطس البرية ثنائية التضاعف *S. bulbocastanum* مقاومة لجميع السلالات المعروفة من الفطر *P. infestans*. ولقد أمكن عزل الجين المسئول عن المقاومة (الجين RB الذى يُعرف كذلك بالرمز $R_{pi-blb1}$) ونقله إلى سلالات من البطاطس. وقد أحدث هذا التحويل الوراثى زيادة فى مستوى المقاومة للندوة المتأخرة عندما أُجرى بهدف تهريم جينات المقاومة (Mambetova وآخرون ٢٠١٨).

مصادر إضافية

من المصادر الإضافية التى يمكن الرجوع إليها فى موضوع تربية البطاطس لمقاومة الندوة المتأخرة، ما يلى:

Park (٢٠٠٩): شامل فى الموضوع، مع التركيز على التربية الجزيئية.

Jones & Simko (٢٠٠٥): بخصوص التربية لمقاومة الأمراض الفطرية، وخاصة الندوة المتأخرة.

Umaerus & Umaerus (١٩٩٤): شامل فى الموضوع.

التربية لمقاومة الندوة المبكرة

يسبب الفطر *Alternaria solani* مرض الندوة المبكرة فى البطاطس.

طرق التقييم للمقاومة

وُجد ارتباط جوهرى بين نتائج التقييم الحقلى للندوة المبكرة ونتائج التقييم فى الصوبة على النباتات الكاملة، بينما لم تكن نتائج التقييم على الأوراق المفصولة دقيقة (Odiberkov وآخرون ٢٠١٤).

مصادر المقاومة

يتوفر مدى واسع من المقاومة بين الأصناف الثنائية التضاعف المزروعة غير المحسنة وأنواع *Solanum* البرية (عن Tarn وآخرين ١٩٩٢).

وقد أُجرى تقييم شمل ٩٣٤ صنفاً وسلالة تربية خضرية من برامج التربية فى مختلف أرجاء العالم لمقاومة الندوة المبكرة فى البطاطس رباعية التضاعف غير المتأخرة فى النضج. وعلى الرغم من أن المقاومة للندوة المبكرة ارتبطت بقوة مع النضج المتأخر، إلاّ أن بعض التراكيب الوراثية المتحصل عليها من السلالات والأصناف NDD 277-2، و Kyfri Jyoti، و CIP 377888-7، و Maine-28، و CFS 69.1، و I-853 لم ترتبط مقاومتها بالتأخير فى النضج؛ حيث كانت متوسطة medium إلى متوسطة التبكير medium-early

فى النضج، ولزمها ٩٠–٩٥ يومًا لإكمال نموها. وقد تميزت بعض تلك التراكيب الوراثية بمقاومتها كذلك لكل من الندوة المتأخرة، وفيرس التفاف أوراق البطاطس وفيرس واى البطاطس (Boiteux وآخرون ١٩٩٥).

وراثة المقاومة

أظهرت دراسة أجريت على عشيرة من *Solanum phureja-stenotomum* مقاومة للندوة المبكرة أن درجة توريث صفة المقاومة على النطاق العريض تقدر بنحو ٠,٧٥ ± ٠,٠٦ وعلى النطاق الضيق ٠,٦٣ ± ٠,٢٩ (Santa Cruz وآخرون ٢٠٠٩).

طبيعة المقاومة

ذُكر أن المقاومة قد يكون مردها إلى محتوى أوراق النباتات المسنة من الجليكوألكالويدات glycoalkaloids. وتؤثر المقاومة فى كل من فترة الحضانة، وسرعة اتساع البقع المرضية فى المساحة، ومعدل التجرثم (عن Tarn وآخرين ١٩٩٢).

التربية للمقاومة

يحتوى النوع الثنائى التضاعف *Solanum raphanifolium* على جينات لمقاومة الندوة المبكرة، وبالتهجين بينه كأب مع بطاطس مزروعة أحادية (٢ن = ٢س) كأم أمكن الحصول على سلالات خضرية على درجة عالية من المقاومة للندوة والتأقلم على الفترة الضوئية السائدة فى مناطق الإنتاج المعتدلة المناخ (Weber & Jansky ٢٠١٢).

وقد أمكن الانتخاب فى مزارع الكالوس باستخدام سُمِّ الفطر *A. solani*، حيث عُرِّضت نبيتات plantlats الصنف Desiree المتحصل عليها من كالوس سبق تعريضه للإشعاع.. عُرِّضت ١٠٠٠ من تلك النبيتات لراشح مزرعة الفطر *Alternaria solani*، وأمكن انتخاب ست سلالات أظهرت درجة أقل من الإصابة بالندوة المبكرة عما أظهرته نباتات الصنف ديزريه، واستمرت فى مقاومتها فى اختبارات المقاومة الحقلية لمدة عامين (Rodriguez وآخرون ٢٠٠٧).

التربية لمقاومة البياض الدقيقى

تتوفر المقاومة للبياض الدقيقى فى النوع البرى *Solanum neorossii*، وهى مقاومة بسيطة وسائدة، وأُعطى الجين الذى يتحكم فيها الرمز Rpm-nrs1، وهو يقع على الذراع القصير للكروموسوم رقم 6، وهو الموقع الذى يقع فيه بالفعل عديد من جينات المقاومة (R genes) المعروفة فى كل من البطاطس والطماطم (Park & Jones ٢٠٠٩).

مصادر إضافية

يمكن الرجوع إلى Pavek & Corsini (١٩٩٤) بخصوص وراثة المقاومة للذبول الفيوزارى، وذبول فيرتسيليم، والندوة المبكرة.

الفصل العاشر

التربية لمقاومة أمراض الجذور والدرنات الفطرية

التربية لمقاومة ذبول فيرتسيليم

يُسبب الفطران *Verticillium albo-atrum*، و *V. dahliae* مرض ذبول فيرتسيليم فى البطاطس وكثير جدًّا من الأنواع النباتية الأخرى.

طريقة التقييم للمقاومة

أظهرت دراسة أُجريت على ٦ أصناف من البطاطس وجود علاقة بين مستوى تحمل نقص الرطوبة الأرضية (حتى ٧٥٪، و٥٠٪ من احتياجات النمو) ومقاومة ذبول فيرتسيليم؛ بما يجعل تلك العلاقة أداة جيدة فى برامج التقييم للمقاومة (Arbogast وآخرون ١٩٩٩).

ولقد أمكن عن طريق عدوى جذور بادرات البطاطس البذرية بمعلق من الفطر *Verticillium dahliae* التمييز بين أصناف وأنواع برية تُعرف بمقاومتها للفطر، وأخرى تعرف بقابليتها للإصابة. كذلك فإن تعريض البادرات لإفرازات مزارع الفطر المعقمة بالترشيح والخالية من الفطر ذاته أحدثت أعراضًا شديدة الشبه للأعراض التى تنتج جراء العدوى بالمزارع التى تحتوى على الجراثيم الكونيدية للفطر. ويُستفاد من ذلك أن إفرازات مزارع الفطر قد تحتوى على فيتوتوكسينات phytotoxins (سموم نباتية) يمكنها إحداث تأثيرات منظورة شبيهة بأعراض الإصابة. كذلك يستدل من هذه الدراسة على إمكان استخدام اختبار الصوبة على البادرات فى التمييز بين التراكيب الوراثية المقاومة والقابلة للإصابة (Bae وآخرون ٢٠١١).

كذلك أمكن إجراء التقييم لمقاومة *V. dahliae* مُسبب مرض ذبول فيرتسيليم بغمس العقل الساقية فى معلق لجراثيم الفطر؛ حيث أُصيبت العقل بعد ٧ أيام من المعاملة وظهرت أول الأعراض فى أكثر التراكيب الوراثية قابلية للإصابة بعد ثلاثة أيام أخرى،

بينما ظهرت الأعراض على كل التراكيب الوراثية المختبرة بعد ١٤ يومًا من المعاملة (Kumar وآخرون ٢٠١٧).

كما وُجد ارتباط خطى جوهرى (r = ٠,٤) بين موعد النضج والمقاومة الجزئية للفطر *V. dahliae* مسبب مرض ذبول فيرتسيليم، وذلك عندما قيم ٢٨٣ تركيبًا وراثيًّا (٢٧٤ صنف، و٩ سلالات تربية) للمقاومة. ولقد وجد أعلى مستوى من المقاومة فى الصنف Navajo، وأعلى مستوى من القابلية للإصابة فى الصنف Pungo (Simko & Haynes ٢٠١٧).

مصادر ووراثة المقاومة

يمكن إرجاع المصدر الأَّلى لمقاومة ذبول فيرتسيليم فى الأصناف التجارية إلى الصنفين Katahdin، و Richter's Jubel. وقد وُجدت مستويات عالية من المقاومة للفطر *V. dahliae* فى عديد من الأنواع البرية للجنس *Solanum* (عن Tarn وآخرين ١٩٩٢).

وعندما قيمت ٣٩٨ سلالة من الأنواع *Solanum berthaultii*، و *S. chacoense*، و *S. tarijense* لمقاومة الفطر *Verticillium albo-atrum* كانت غالبيتها العظمى مقاومة، وكانت القدرة على التحمل أكثر شيوعًا عن المقاومة. وفى السلالة PI 472819 من *S. chacoense* ظهر بوضوح ضَعْف استعمار الفطر لساق النبات، وعدم ظهور أعراض الذبول. وقد تبين أن تلك المقاومة يتحكم فيها جين واحد سائد (Lynch وآخرون ١٩٩٧).

وكانت المقاومة للفطر قد وجدت فى هجن نوعية شملت *S. tuberosum*، و *S. berthaultii*، و *S. bukasovii*، و *S. chacoense*، و *S. gourlayi*، و *S. sparsipilum*، و *S. tarjense* (Tansky & Rouse ٢٠٠٠).

كذلك وجد مستوى عالٍ من المقاومة لاستعمار الفطر *V. dahliae* لسيقان النباتات فى هجينين ثنائى التضاعف بين البطاطس المنزرعة وأنواع برية. وتبين أن تلك المقاومة يتحكم فيها زوجان من العوامل الوراثية التى يتعين تواجد آليلات سائدة من كليهما لتظهر المقاومة (Jansky وآخرون ٢٠٠٤).

وأمكن التعرف على جينات رئيسية تتحكم فى المقاومة لذبول فيرتسيليم — الذى يسببه الفطران *Verticillium dahliae*، و *V. albo-atrum* — فى النوع الثنائى التضاعف *S. chacoense* (الجين V_c) والهجن النوعية الثنائية التضاعف (الجينان V_w، و V_t)، كما أمكن تحديد مُعلم وراثى للجين V_w يمكن بواسطته التعرف على هذا الجين فى العشائر الانعزالية (Bae وآخرون ٢٠٠٨).

التربية لمقاومة الذبول الفيوزارى

أدى التحويل الوراثى للبطاطس ببروتين الأرز germ like protein 1 (وهو واحد من مجموعة كبيرة من البروتينات النباتية ذات الأهمية فى النمو النباتى والدفاع) الذى يتحكم فيه الجين OsRGLP1 إلى حدوث تراكم فى الـ H_2O_2 وزيادة فى نشاط السوبر أوكسيد ديسميوتيز، مع غياب لنشاط الأوكسالات أوكسيديز فى النباتات المحولة وراثيًّا، مقارنة بما حدث فى نباتات الكنترول. وقد صاحب ذلك زيادة فى المقاومة للفطر *F. oxysporum* f. sp. *tuberosi* مسبب مرض الذبول الفيوزارى (Majeed وآخرون ٢٠١٨).

التربية لمقاومة عفن فيوزاريم الجاف

يُسبب ٢٠ نوعًا من الجنس *Fusarium* مرض عفن فيوزاريم الجاف فى درنات البطاطس. وتتوفر تباينات وراثية كثيرة بين الأصناف وسلالات التربية فى المقاومة للمرض، وهى مقاومة متخصصة على أنواع الفيوزاريم المختلفة. ونجد أن المقاومة للنوع F. *eumartii* قد يتحكم فيها جين واحد سائد. ووجد فى *S. tuberosum* أن المقاومة لكلٍ من *S. coeruleum*، و *S. sambucinum* يتحكم فيها نُظم وراثية مستقلة، وكلاهما ذات درجة توريث عالية. ووجد كذلك أن المقاومة للفطر *F. oxyporum* مستقلة عن المقاومة للفطر *F. solani*.

ولقد وُجدَ مستوى عالٍ جدًّا من المقاومة لعفن فيوزاريم الجاف فى عديد من أنواع البطاطس البرية، وكذلك فى نسل هجنها مع *S. tuberosum*.

وأمكن انتخاب كالوس مقاوم بعد تقييم المزارع لمقاومة راشح الفطر *F. oxysporum*.

ووجدت تفاعلات بين العفن الجاف الفطرى والعفن الطرى البكتيرى، على الرغم من عدم وجود أى ارتباط بين المقاومة لكل منهما، ويتعين أن يكون إجراء التقييم مستقلاً لكل منهما (عن Tarn وآخرين ١٩٩٢).

وقد دُرست وراثة المقاومة لعفن فيوزاريم الجاف الذى يسببه عدة أنواع من الجنس *Fusarium* فى عشيرة الهجين الثنائى التضاعف: *Solanum phyreja-Solanum stenotomum*، حيث تباينت درجة التوريث على النطاق العريض بين ٠,٦٣، و٠,٨٦ حسب دليل الإصابة (قطر النسيج المصاب أو عمقه فى الدرنة) وموسم الزراعة والتقييم. هذا.. وكان التباين الوراثى الإضافى ضئيلاً أو معدومًا، ولم تختلف درجة التوريث على النطاق الضيق المقدرة — جوهريًا — عن الصفر (Burkhart وآخرون ٢٠٠٧).

يُعد الفطر *Fusarium roseum* أحد الفطريات المسببة للعفن فى درنات البطاطس. وتتوفر المقاومة لهذا الفطر فى سلالة البطاطس B7200-33. وقد تبين — لدى مقارنة هذه السلالة بالصنف القابل للإصابة Russet Burbank — أن تكوين السيوبرين وبيريدرم الجروح يلعب دورًا هامًّا فى مقاومة الفطر. ففى درنات السلالة المقاومة.. يتكون السيوبرين فى طبقة مستمرة حول الدرنة، بينما يتكون السيوبرين فى درنات الصنف القابل للإصابة فى تجمعات؛ الأمر الذى يسمح بحدوث الإصابة فيما بين هذه التجمعات. كذلك تكوَّن بيريدرم الجروح بسرعة أكبر فى السلالة المقاومة؛ الأمر الذى أوقف تقدم الفطر وحدوث العفن (O'Brien & Leach ١٩٨٣).

التربية لمقاومة الدرنات للندوة المتأخرة

أُجرى تقييم لعشرين صنفًا وسلالة تربية متقدمة من البطاطس لمقاومة درناتها للندوة المتأخرة بثلاث طرق: عدوى الدرنات الكاملة أو شرائح الدرنات فى المختبر، أو بالتقييم الحقلى، وقد أمكن بكل الطرق تمييز الأصناف والسلالات إلى مجاميع مقاومة وقابلة

للإصابة، وأثبتت الدراسة وجود مستوى عالٍ من المقاومة بالدرنات للفطر فى بعض الأصناف وسلالات التربية (Dorrance & Inglis ١٩٩٨).

ومن بين ١٠٥٥ سلالة من أنواع برية من البطاطس قُيمت لمقاومة الدرنات للندوة المتأخرة، كانت ٦٨ سلالة عالية المقاومة، و ٣١١ سلالة مقاومة جزئيًّا. كذلك وُجدت مقاومة الدرنات للندوة المتأخرة فى سلالات معروفة جيدًا بمقاومة نمواتها الخضرية للمرض بالإضافة إلى أنواع أقل ذكرًا، كان منها أنواع مثل *S. acaule*، و *S. fendleri*، و *S. megistacrolobum*، و *S. polytrichon*، و *S. jamesii*، و *S. trifidum*، و *S. tarnii* (Bachmann-Pfabe وآخرون ٢٠١٩).

هذا.. ويُعتقد بأن من الممكن حدوث تقدم فى تربية أصناف بطاطس ذات درنات مقاومة للندوة المتأخرة إذا ما أُعطى اهتمام أكبر للجمع بين مختلف طرز المقاومة المعروفة، وإذا ما أمكن فهم وراثة المقاومة الثابتة (الـ durable) بصورة أفضل (Swiezynski & Zimnoch-Guzowska ٢٠٠١).

التربية لمقاومة الجرب المسحوقى

يسبب الفطر *Spongospora subterranea* مرض الجرب المسحوقى powdery scab. وهذا الفطر ناقل لفيرس رأس المسحة potato mop-top.

توجد تباينات كبيرة بين الأصناف فى المقاومة للجرب المسحوقى، ويعد الصنف Kennebec من أكثرها قابلية للإصابة، بينما يحتوى الصنفان Nooksack، و Russet Burbank على مستوى جيد من المقاومة (عن Tarn وآخرين ١٩٩٢).

وعندما أُجرى تقييم شمل ٤٦٧ صنفًا وسلالة خضرية لمقاومة الفطر *Spongospora subterranea* مسبب مرض الجرب المسحوقى وُجدت المقاومة فى ١٧ صنفًا وسلالة، وتميز بعضها بارتفاع محصولها بما يسمح باستخدامها فى الإنتاج التجارى مباشرة، ومن ذلك الصنفين Gabriela، و Albina والسلالة G 81422.6 (Torres وآخرون ١٩٩٥).

وقد تبين أن صفة المقاومة لمرض تثألل الجذور الذى يسببه الفطر *S. subterranea* ذات درجة توريث على النطاق العريض عاليه، وقدرت بنحو ٠,٧٦ (Nitzan وآخرون ٢٠١٠).

وأمكن إنتاج ثمانى سلالات مقاومة لتثألل الجذور الذى يسببه فطر الجرب المسحوقى *S. subterranea* f. sp. *subterranea* فى البطاطس. وتتوفر فى خلفية هذه السلالات النوع *Solanum bulbocastanum* والصنف التجارى Summit Russet الذى يُعد أفضل مصدر للمقاومة للمرض (Nitzan وآخرون ٢٠٠٨).

وقد تبين وجود ارتباط سالب بين محتوى الدرنات من الـ lipoxygenase ودليل شدة الإصابة بالفطر *Spongospora subterranea* f. sp. *subterranea* مسبب مرض الجرب المسحوقى كما ارتبط إيجابيًا مع خشونة جلد الدرنة russeting (Perla وآخرون ٢٠١٤).

التربية لمقاومة القشف الأسود

يُسبب فطر *Rhizoctonia solani* مرضا تقرح الساق stem canker (وهو من أمراض النمو الخضرى)، والقشف الأسود black scurf (وهو من أمراض الدرنات). ولخاصية الـ heterokaryosis بالفطر أهميتها فى التربية للمقاومة. وربما يستلزم التباين الوراثى الكبير الذى يُظهره هذا الفطر اللجوء إلى طراز كمى عديد الجينات polygenic للمقاومة.

ويُعد التقييم للمقاومة أمرًا شديد التعقيد؛ نظرًا لأن السلالات الخضرية التى تُظهر مقاومة لأحد أطوار (phase) الفطر قد تكون قابلة للإصابة بطور آخر.

هذا.. ولا تعنى المقاومة للقشف الأسود مقاومة كذلك لتقرح الساق، أو العكس (عن Tarn وآخرين ١٩٩٢).

التربية لمقاومة التثألل

يُسبب الفطر *Synchytrium endobioticum* مرض التثألل wart فى البطاطس. تُعرف سلالات عديدة من الفطر، ولكن لا توجد علاقة واضحة بينها وبين جينات المقاومة. ويتحكم فى المقاومة ٢–٣ أزواج من الجينات السائدة، وربما نظام آخر.

وتشتمل مصادر المقاومة فى الأصناف الحديثة على أصناف من مجموعتى Tuberosun، و Andigena إضافة إلى *S. acaule*. وعلى الرغم من توفر مصادر إضافية للمقاومة فى عديد من الأنواع البرية، فإن ما يتواجد منها بالفعل فى الأصناف التجارية يعد كافيًا لأغراض التربية حاليًّا (عن Tarn وآخرين ١٩٩٢).

ويصل عدد السلالات الباثولوجية المعروفة من هذا الفطر فى أوروبا — فقط — لنحو ٣٨ سلالة، إلاّ أن أهمها وأكثرها شيوعًا السلالات ١، و٢، و ٦، و ١٨. وقد أمكن التعرف على ثلاثة معلمات simple sequent repeat (اختصارًا: SSR) ترتبط بجينات Sen المسئولة عن مقاومة الفطر، هى: Sen1-XI على الكروموسوم XI التى تكسب النبات مقاومة جزئية للسلالة الباثولوجية ١، و Sen 18-IX على الكروموسوم IX التى تكسب النبات مقاومة للسلالة ١٨، و Sen 2/6/18-I على الكروموسوم I التى تكسب النبات مقاومة للسلالات ٢، و٦، و١٨ (Ballvora وآخرون ٢٠١١).

ونقدم فى جدول (١٠-١) بيانًا بالأصناف المفرقة التى تستخدم فى التمييز بين عدد من سلالات الفطر الباثولوجية.

جدول (١٠-١): الأصناف المفرقة differential cultivars للتمييز بين الطُرز الباثولوجية pathotypes للفطر *Synchytrium endobioticum* مُسبب مرض التثألل wart (Obidiegwu وآخرون ٢٠١٤).

الصنف المفرق	الطراز الباثولوجى1	الطراز الباثولوجى2	الطراز الباثولوجى6	الطراز الباثولوجى8	الطراز الباثولوجى18
Tomensa, Deodar	S	S	S	S	S
Producent, Combi	R	S	S	S	S
Saphir	R	S	R	R	R
Delcora	R	R	R	S	S
Miriam	R	R	R	R	S
Karolin, Ulme, Belita	R	R	R	R	R

R = مقاوم resistant.

S = قابل للإصابة susceptible.

هذا.. وتتوفر — حاليًا — عدة أصناف من البطاطس، تعد منيعة (أو مقاومة بدرجة عالية) لهذا الفطر؛ الأمر الذى حد كثيرًا من خطورة هذا المرض. وتتوفر عدة مصادر لمقاومة الفطر، والمقاومة صفة سائدة. وتوجد فى بعض الدول أكثر من سلالة من الفطر المسبب للمرض، تستطيع بعضها إصابة الأصناف المقاومة للسلالة العادية الشائعة.

ولمزيد من التفاصيل حول مرض التثألل وسلالات الفطر الباثولوجية وطرق التقييم للمقاومة ووراثة المقاومة وخريطة لجينات المقاومة.. يُراجع Obidiegwu وآخرين (٢٠١٤).

التربية لمقاومة العفن الوردى

عندما أُجرى تقييم شمل ٢٠ صنفًا تجاريًّا من البطاطس لمقاومة الفطر *Phytophthora erythroseptica* مسبب مرض العفن الوردى pink rot وجدت أقل إصابة فى الصنفين Butte، و Russet Burbank، كما وجدت علاقة بين التأخير فى النضج والمقاومة (Peters & Sturz ٢٠٠١).

التربية لمقاومة النقطة السوداء

أُجرى تقييم شمل ٤٦ سلالة منتخبة من البطاطس لمقاومة الفطر *Colletotrichum coccodes* مسبب مرض النقطة السوداء black dot، ووجدت المقاومة (التى كانت درجة توريثها شديدة الانخفاض وقدرت بنحو ٠,١٣) فى السلالات A0012-5، و PA95B2-4، و PA98NM38-1، و PO94A009-6، التى أظهرت أعراضًا للنقطة السوداء أقل من الأصناف القياسية. كذلك أظهرت تلك السلالات مقاومة لأعراض ثآليل الجذور التى يُحدثها الفطر *Spongospora subterranea* f. sp. *subterranea* مسبب مرض الجرب المسحوقى. هذا.. وكانت السلالات الثلاث الأخيرة قد استُمِدت من برنامج للتربية لمقاومة نيماتودا تعقد الجذور الكولومبية *Meloidigyne chitwoodi* حُصِلَ عليها من النوع البرى المكسيكى *Solanum bulbocastanum* (Nitzan وآخرون ٢٠٠٩).

ولقد أمكن بالانتخاب التوصل إلى ثلاثة تراكيب وراثية ذات مقاومة جزئية لمرض النقطة السوداء black dot الذى يُسببه الفطر *Colletotrichum coccodes*، وهى سلالات ترجع أصولها إلى سلالتى البطاطس PI 230475، و PI 243367 (Nitzan وآخرون ٢٠١٠).

التربية لمقاومة العفن الفحمى

يُسبب الفطر *Macrophomina phaseoli* مرض العفن الفحمى Charcoal rot فى الدرنات المخزنة. تتوفر المقاومة للفطر فى النوع *S. chacoense*، علمًا بأنه يمكنه إصابة الدرنات فى الحرارة العالية.

ويمكن إجراء اختبار المقاومة بغرز عود أسنان (عود خِلال) حامل للفطر فى الدرنة. تُحَّضن الدرنات على حرارة ٣٢-٣٤°م، وتقارن شدة الإصابة فيها بشدتها فى درنات أصناف مقارنة قابلة للإصابة (عن Poelham & Sleper ٢٠٠٥).

التربية لمقاومة غرغرينا الدرنات

يُسبب الفطر *Phoma foveata* (سابقًا: *P. exigua* var. *foveata*) مرض الغرغرينا gangrene فى درنات البطاطس، وقد وُجدت تباينات بين الأصناف فى قابليتها للإصابة بالمرض. ووُجد أن درجة توريث صفة المقاومة عالية، وأن صفة القابلية للإصابة سائدة؛ ولذا.. فإنه قد يظهر نسل مقاوم للمرض فى تلقيحات بين آباء قابلة للإصابة (عن Tarn وآخرين ١٩٩٢).

التربية لمقاومة القشف الفضى

وجد أن حقن (عدوى) درنات البطاطس الناتجة من الزراعة الحقلية — أو من الزراعة المحمية — بمعلق لجراثيم الفطر *Helminthosporium solani* مسبب مرض القشف الفضى silver scurf (بتركيز ١٠ ^{٤} كونيديات/مل ماء) والتحضين على ١٥°م مع ٩٥٪ رطوبة نسبية لمدة شهر، ثم التحضين لمدة شهرين آخرين على ٨٥٪ رطوبة نسبية أعطى أكبر فروقات فى شدة الإصابة بين أصناف البطاطس (Hilton وآخرون ٢٠٠٠).

وقد أُجرى تقييم شمل ٢١٢ سلالة من أنواع الجنس *Solanum* المكونة للدرنات لمقاومة الفطر *Helminthosporium solani* مُسبب مرض القشف الفضى silver scurf. وقد أظهرت السلالات التالية مقاومة جزئية تمثلت فى انخفاض تجرثم الفطر على درناتها فى اختبارات المعمل والمخزن:

S. demissum PI 161153, PI 160212, PI 218047, and PI 365391.

S. chacoense PI 498317

S. acaule PI 310986

S. stoloniferum PI 160372 and PI 498287

S. oxycarpum PI 498272.

S. hondelmannii PI 498281

(Rodriguez وآخرون ١٩٩٥).

التربية لمقاومة البقع الحلقية الفلينية

تتوفر فى بعض أصناف البطاطس صفة المقاومة لمرض البقع الحلقية الفلينية corky ringspot، وقد وجد أن هذه الصفة كمية، وأمكن تفسير وراثتها بـ QTL رئيسية (فسرت ٤٣٪ من تباينات الشكل المظهرى، وتتواجد على الكروموسوم 4) و QTL أخرى ثانوية (فسرت ١٢٪ من تباينات الشكل المظهرى)، وقدرت درجة توريث الصفة على النطاق العريض بنحو ٠,٨٠ (Khu وآخرون ٢٠٠٨).

مصادر إضافية

لمزيد من التفاصيل حول وراثة المقاومة لأمراض الدرنات الفطرية.. يُراجع Wastie (١٩٩٤).

الفصل الحادى عشر

التربية لمقاومة الأمراض البكتيرية

التربية لمقاومة الذبول البكتيرى

تُعرف ثلاث سلالات من البكتيريا *Ralstonia solanacearum* مسببة المرض: السلالة 1، وهى تُصيب التبغ والطماطم والباذنجان والبطاطس، وباذنجانيات أخرى، والسلالة 2، وهى تُصيب الموز، و *Heliconia* sp. ولكنها لا تصيب البطاطس، والسلالة 3، وهى تُصيب البطاطس والطماطم، ولكنها لا تكون ممرضة قوية للباذنجانيات الأخرى. ويعنى ذلك أن البطاطس تصاب بالسلالتين 1،و 3 (عن Opena ١٩٩٠).

طريقة التقييم للمقاومة

كانت أفضل طريقة معملية للتقييم لمقاومة pathotype I، و biovar 4 من البكتيريا *Ralstonia solanacearum* مسببة مرض الذبول البكتيرى.. كانت بعدوى نباتات فى مرحلة نمو الورقة السادسة إلى الثامنة بمعلق من البكتيريا بتركيز ١٠ ^٧^ وحدة مكونة للمستعمرات CFU/مل، مع الحفظ على حرارة ٢٨ ْم. هذا.. وكان التقييم على أساس ذبول الساق أفضل (أكثر دقة) من التقييم على أساس ذبول الأوراق. وعندما اتُبعت هذه الطريقة فى تقييم تسعة تراكيب وراثية تختلف فى مستوى مقاومتها الحقلية، حُصل على دلائل مرضية أقل مع التراكيب الوراثية ذات المقاومة الحقلية العالية؛ بما يعنى أن هذه الطريقة للتقييم تُفيد فى الظروف المتحكم فيها (Habe ٢٠١٨).

مصادر المقاومة

تتوفر المقاومة للذبول البكتيرى فى عدد من الأنواع البرية من الجنس *Solanum*، منها: *S. chacoense*، و *S. microdontum*، و *S. phureja*، و *S. raphanifolium*، و *S. sparsipilum*، و *S. stenotomum* (Zimnoch-Guzowska وآخرون ٢٠٠٥).

لقد وُجد مستوى عالٍ من المقاومة للبكتيريا المرضة فى بعض سلالات النوع الكولومبى *S. phureja*، لكن المقاومة لم تكن عامة فى النوع، حيث وجدت فى ٦ سلالات فقط من بين ١٠٦١ سلالة تم اختبارها.

وتباين مستوى مقاومة السلالات باختلاف عزلة البكتيريا ودرجة الحرارة؛ حيث ازدادت القابلية للإصابة — أو ظهر مستوى من تحمل الإصابة — بارتفاع درجة الحرارة، ولقد أظهرت سلالتا *S. phureja* رقما 1386.15، و 1386.26 أعلى مستوى من المقاومة، ولكنهما أظهرتا تحملاً — فقط — للإصابة فى الحرارة العالية ١٦/٢٨ (نهار/ليل) (Opena ١٩٩٠).

وقد اختبر Jawoprski وآخرون (١٩٨٠) ٥١ صنفًا من البطاطس لمقاومة المرض، ووجدوا أن جميعها كانت قابلة للإصابة، فيما عدا الصنف أونتاريو Ontario، الذى أظهر أعلى درجة من المقاومة.

وعندما أُجرى تقييم شمل ٣٦ صنفًا وسلالة من البطاطس لمقاومة البكتيريا *R. solanacearum* مسببة مرض الذبول البكتيرى، كانت أكثر الأصناف مقاومة: Ingabire، و Kenya Karibu، و Kenya Sifa (Muthoni وآخرون ٢٠١٤).

وراثة المقاومة

تتوفر المقاومة للبكتيريا *P. solanacearum* مسببة مرض الذبول البكتيرى فى النوع البرى *S. phureja* كما أسلفنا، ويتحكم فيها — عند مستوى التضاعف الثنائى— ثلاثة جينات سائدة مستقلة وجينات أخرى مُحوِّرة. أما على المستوى الرباعى التضاعف، فقط ذُكر تحكم جينين سائدين فى المقاومة؛ بالإضافة إلى جين آخر سائد للقابلية للإصابة يُظهر تأثيرًا متفوقًا حسب جرعته (dosage-dependent).

وكما فى حالة المقاومة للندوة المتأخرة، فإنه يتوفر طرازان من المقاومة: رأسية وأفقية، وتُفقد المقاومة الرأسية بظهور السلالات الجديدة القادرة على كسرها، بينما تكون المقاومة الأفقية أكثر ثباتًا (Opena ١٩٩٠).

وقد أوضحت دراسة استُخدمت فيها السلالتين 1، و 3 من البكتيريا *R. solanacearum* أن المقاومة سائدة جزئيًّا ويتحكم فيها تأثيرات جينية مضيفة وغير مضيفة، وأن التأثيرات غير المضيفة تضمنت تأثيرات تفوق (Tung وآخرون ١٩٩٣).

التربية للمقاومة

أمكن الحصول على هجين جنسى شبه خماسى التضاعف near pentaploid بين النوع *Solanum commersonii* (٢ ن = ٢ س = ٢٤) والبطاطس المزروعة؛ وكانت سبعة تراكيب وراثية منها (من أصل ٢٦ نبات هجين؛ بنسبة ٢٧٪) أكثر شبهًا بالنوع البرى. ولدى اختبار الآباء والنباتات الهجين لمقاومة البكتيريا *R. solanacearum* مسببة مرض الذبول البكتيرى.. وجدت البكتيريا فى جذور النباتات الخالية من الأعراض من كل من النوع البرى والهجن، ولكنها لم تتواجد فى السيقان؛ بما يعنى حدوث تثبيط قوى لحركة البكتيريا ونموها فى الأجزاء الهوائية للنباتات عديمة الأعراض (Carputo وآخرون ٢٠٠٩).

كما أمكن إنتاج هجن جسمية بين البطاطس والنوع البرى *S. commersonii* كانت مصدرًا لمقاومة البكتيريا *R. solanacearum* مسببة مرض الذبول البكتيرى. ولقد كانت الهجن المتحصل عليها فى هذه الدراسة خصبة ذكريًّا وأنثويًّا ومتوافقة ذاتيًّا، ونجح تهجينها مع البطاطس وأنتجت بذورًا كاملة الحيوية (Laferriere وآخرون ١٩٩٩).

كذلك أمكن إنتاج هجن جسمية بدمج البروتوبلازم كهربائيًّا بين سلالة البطاطس الثنائية المضاعفة BF15 والنوع البرى المكون للدرنات *S. phureja*؛ بهدف نقل صفة المقاومة للذبول البكتيرى إلى البطاطس. ولقد أظهرت الهجن الـ amphiiploid تحملاً جيدًا لكلتا سلالتى البكتيريا ١، و ٣ (Fock وآخرون ٢٠٠٠).

التربية لمقاومة الجذع الأسود والعفن الطرى

توجد ثلاث أنواع بكتيرية من الجنس *Erwinia* تسبب العفن الطرى soft rot فى البطاطس، هى: *E. carotovora* ssp. *carototora*، و *E. carotovora* ssp.

atroseptica، و *E. chrysanthemi*. هذا.. ولا تصيب *E. c.* ssp. *atroseptica* سوى البطاطس، والأولى (*E. c. carotovora*) لها مدى واسع جدًّا من العوائل، وتنتشر فى جميع أنحاء العالم. وإلى جانب تسببها فى إحداث العفن الطرى، فإن *E. carotovora* ssp. *atroseptica* تسبب — كذلك فى البطاطس — مرض الجذع الأسود blackleg، ولكن *E. c.* ssp.*carotovora* يمكن أن تسبب — هى كذلك — مرض الجذع الأسود. وتُصيب *E. chrysanthemi* مدى واسع من المحاصيل الاستوائية وتحت الاستوائية، ومنها البطاطس (عن Tarn وآخرين ١٩٩٢).

مصادر المقاومة

تتوفر المقاومة لكل من الجذع الأسود والعفن الطرى فى عدد من الأنواع البرية من الجنس *Solanum*، من أهمها: *S. brevidens*، و *S. chacoense*، و *S. commersonii*، و *S. phureja*، و *S. stenotomum*، وكذلك فى *S. tuberosum* ssp. *andigena*؛ كما تتوفر المقاومة للعفن الطرى فقط فى *S. yungasense* (عن Zimnoch-Guzowska وآخرين ٢٠٠٥).

ولقد وُجدت مستويات عالية من المقاومة للبكتيريا *E. carotovora* subsp. *atroseptica* مسببة مرض الجذع الأسود blackleg فى عديد من سلالات النوع طويل النهار *Solanum phureja* (٢٢ سلالة خضرية من أصل ٢٣ سلالة قيمت) كانت بنفس مستوى مقاومة الصنف التجارى المقاوم Ailsa تحت ظروف الحقل. وبينما انهارت المقاومة فى الأصناف التجارية للمقاومة فى ظروف بيئية مُتحكم فيها.. فقد ظلت ١٨ سلالة من أصل ٢١ سلالة من *S. phureja* أكثر مقاومة جوهريًّا للمرض عن تلك الأصناف التجارية (Lees وآخرون ٢٠٠٠).

وكانت أكثر أنواع الجنس *Solanum* مقاومة للعفن الطرى الأنواع البرية *S. paucijugum*، و *S. brevicaule*، و *S. commersonii* (Chung وآخرون ٢٠١١).

هذا.. وتتوفر تباينات وراثية بين أصناف البطاطس فى المقاومة لكل من العفن الطرى والجذع الأسود، كما تتباين وراثة المقاومة للعفن الطرى حسب مصدرها. ومن الضرورى أن تكون التربية مستقلة لمرض العفن الطرى والجذع الأسود (عن Tarn وآخرين ١٩٩٢).

وراثة المقاومة

لقد أمكن انتخاب سلالات هجن ثنائية التضاعف مقاومة للبكتيريا *Erwinia carotovora* subsp. *atropeptica* مسببة مرض القدم السوداء black leg والعفن الطرى البكتيرى للدرنات، وذلك من تهجين بين البطاطس وكل من *S. chacoense*، و *S. yungasense*. تبين أن تلك المقاومة عديدة الجينات ومعقدة، وتُحمل جيناتها على جميع كروموسومات البطاطس الإثنى عشر، وبينما أمكن تمييز QTLs للصفة على جميع الكروموسومات، فإن أعلاها تأثيرًا كانت على الكروموسوم ١. وتوزعت الـ QTLs الخاصة بمقاومة الأوراق على ١٠ كروموسومات، ولم يُوجد أى ارتباط بين مقاومة الدرنات ومقاومة الأوراق (Zimnoch-Guzowska وآخرون ٢٠٠٠).

إن أهم الأمراض البكتيرية التى تصيب البطاطس مرضا الجذع الأسود، والعفن الطرى للدرنات ويسببهما تحت النوعين *carotovora*، و *atroseptica* من البكتيريا *Erwinia carotovora*. ولقد حُصل على المقاومة لهما من النوع *S. brevidens* عن طريق دمج البروتوبلاست مع بروتوبلاست البطاطس.

وانتخبت مصادر جديدة للمقاومة عديدة الجينات للبكتيريا *E. carotovora* subsp. *atroseptica* بعد تهجين البطاطس مع النوعين البريين *S. chacoense*، و *S. yungasense*. واستخدم الجيل الأول الهجين فى الكشف عن مواقع QTLs للمقاومة،ووُجد أن العوامل الوراثية المتحكمة فى المقاومة تقع على الكروموسوم 12، وأن المقاومة معقدة ويتحكم فيها عديد من الجينات (polygenic)، حيث عُرِف منها ما لا

يقل عن ١٣ جينًا. وكان أهم الـ QTLs لمقاومة الدرنات Eca1A، و Eca6A (عن Hermanová وآخرين ٢٠٠٧).

طبيعة المقاومة

تفرز البكتيريا المسببة لمرض العفن الطرى البكتيرى إنزيم الـ pectinase عند إصاباتها لدرنات البطاطس. هذا الإنزيم يدفع النبات لزيادة نشاط إنزيم الـ polyphenoloxidase الذى يؤكسد الفينولات، وتظهر الفينولات المؤكسدة بلون أسود وتعمل على وقف انتشار المرض. وتتوقف المقاومة على سرعة تكون هذه الفينولات المؤكسدة.

كما تفرز البكتيريا إنزيمات dehydrogenases تمنع أكسدة الفينولات، أى تمنع النبات من تكوين المواد المسئولة عن المقاومة، وعليه فإن نشاط إنزيمات الـ dehydrogenases هو أحد الأسس الهامة فى ضراوة البكتيريا، وفى تغلبها على مقاومة العائل (عن Király وآخرين ١٩٧٤).

ويُستدل من دراسات Nagadze وآخرين (٢٠١٢) على أن الإنزيمات polyphenol oxidase، و peroxidase، و phenylalanine ammonia lyase، وحامض الكلوروجنك chlorogenic acid، والفينولات الذائبة الكلية تلعب دورًا فى مقاومة البطاطس للعفن الطرى الذى تسببه البكتيريا *Pectobacterium atrosepticum*، و *P. carotovorum* subsp. *brasiliensis*، و *Dickeya* spp..

التربية للمقاومة

أمكن نقل مستوى عالٍ من المقاومة للعفن الطرى *S. brevidens* إلى *S. tuberosum* عن طريق التهجين الجسمى (عن Tarn وآخرين ١٩٩٢).

وفى إحدى الدراسات أمكن بالتهجين الجسمى somatic hybridization بين البطاطس والنوع *S. brevidens*، أعقبه أربعة تلقيحات رجعية إلى البطاطس نقل صفة

المقاومة للبكتيريا *Erwinia carotovora* مسببة مرض العفن الطرى البكتيرى من النوع البرى، وذلك من خلال نقل جين واحد على الأقل مسئول عن المقاومة (McGrath وآخرون ٢٠٠٢).

وجد أن التعبير عن جين lysozyme من الدجاج فى البطاطس يحفز مقاومتها للإصابة بالبكتيريا *E. carotovora* subsp. *atroseptica* مسببة مرض الجذع الأسود (Serrano وآخرون ٢٠٠٠).

التربية لمقاومة العفن الحلقى

تُسبب مرض العفن الحلقى البكتيريا *Clavibacter michiganense* subsp. *sepdonicum* (سابقًا *Corynebacterium sepdonicum*). وتتوفر تباينات وراثية كبيرة فى المقاومة للبكتيريا المرضة، وتم استخدامها فى برامج للتربية.

وعلى الرغم من عدم التعرف على مصادر للمناعة ضد البكتيريا، فإنه تُعرف مصادر للمقاومة الجزئية، وفيها تُصاب النباتات جزئيًّا بالبكتيريا، لكن استخدامها فى برامج التربية قد يقود إلى إنتاج أصناف مقاومة للأعراض المعروفة للمرض على كلٍ من النمو الخضرى والدرنات، وذلك على الرغم من إصابتها بالبكتيريا (عن Tarn وآخرين ١٩٩٢).

هذا.. ووُجدت مناعة ضد الإصابة بالبكتيريا *Clavibacter michigenesis* subsp. *sepdonicus* مسببة مرض العفن الحلقى ring rot فى تسع سلالات من النوع الرباعى التضاعف *S. acaule* ، وذلك بعد إجراء التقييم على سلالات من ١٢ نوع ثنائى التضاعف و٧ أنواع رباعية التضاعف (Kriel وآخرون ١٩٩٥أ).

وقد تبين أن تلك المناعة يتحكم فيها زوجان من العوامل الوراثية السائدة مع احتمال تأثرها – كذلك بجينات ثانوية أو محوِّرة. وقد تراوح الشكل المظهرى للنسل غير المنيع من قابلية للإصابة إلى مقاومة، وربما كان مرد ذلك بسبب تواجد الجينات الثانوية أو المحوِّرة (Kriel وآخرون ١٩٩٥ب).

التربية لمقاومة الجرب العادى

تسبب بكتيريا الأكتينوميسيت actinomycete المعروفة باسم *Streptomyces scabies* مرض الجرب العادى common scab فى البطاطس، الذى ينتشر عالميًّا. وتتوفر المقاومة للمرض فى عدة أصناف، ويمكن إرجاع مصدرها فى أصناف كثيرة إلى الصنف Richter's Jubel وأصله الذى تحدر منه: Hindenburg (عن Tarn وآخرين ١٩٩٢).

التقييم للمقاومة فى مزارع الخلايا باستخدام سُمِّ الفطر

أمكن باستعمال السُمّ thaxtomin A الذى يُفرزه الفطر *Streptomyces scabies* — مُسبب مرض الجرب العادى فى البطاطس — انتخاب ١١٣ سلالة خلايا من مزارع خلايا البطاطس، أنتجت ٣٩ سلالة منها نباتات مزارع، وأظهرت ١٣ منها مقاومة للفطر فى اختبارات الصوبة كانت أعلى جوهريًّا عن مقاومة الصنف الأصلى. وكانت الإصابة المرضية فى أفضل السلالات أقل بمقدار ٨٥٪–٨٦٪ مما فى الصنف الأصلى. هذا.. إلاّ أن السلالات المنتخبة من مزارع الخلايا تباينت فى استجابتها لسُمِّ الفطر فى اختبارات الأوراق المفصولة وشرائح الدرنات؛ بما يعنى أن المقاومة لسُمِّ الفطر ليست هى العامل الأساسى الوحيد فى المقاومة. وتجدر الإشارة إلى أن السلالات التى أنتخبت من مزارع الخلايا لمقاومتها لسُمِّ الفطر لم تختلف فى محصولها عن المحصول فى الصنف الأصلى (Wilson ٢٠٠٨).

وبتعريض مزارع الخلايا الجسمية للسُمِّ thaxtomin A المسئول عن ظهور أعراض الإصابة بالجرب العادى.. أمكن انتخاب ٥١ سلالة خلايا تقل إصابتها جوهريًّا بالمرض واستمرت مقاومتها الثابتة عالية فى ١٠ اختبارات حقلية وفى الصوبة، كما استمرت مقاومتها لمدة ٦ سنوات بعد انتخابها (Wilson وآخرون ٢٠١٠).

كذلك أُجرى تقييم شمل ١٢٠ نسل جيل أول من تهجين واحد لمقاومة الفطريات المسببة للجرب (*Streptomyces* spp.) بتعريض البادرات لسُمِّ الفطر thaxtomin A فى بيئة صناعية، وأمكن انتخاب ١٨ تركيبًا وراثيًّا على أساس حساسيتها العالية أو

تحملها للإصابة بالسُمّ. أُكثرت هذه التراكيب الوراثية فى مزارع أنسجة واختبرت لمقاومة الجرب العادى الذى يسببه الفطرين *S. turgidiscabies* ، و *S. scabies* فى كل من الصوبة والحقل؛ حيث وجد ارتباط جوهرى بين نتائج التقييم فى كل من البيئة الصناعية والصوبة والحقل؛ بما يعنى إمكان استعمال اختبار البيئة الصناعية فى استبعاد التراكيب الوراثية القابلة للإصابة ورفع مستوى المقاومة فى عشائر التربية (Hiltunen وآخرون ٢٠١١).

كما أمكن انتخاب عدد من سلالات مزارع خلايا من الصنف Russet Burbank كانت مقاومة للجرب العادى، وعندما اختبرت تلك السلالات المقاومة لمقاومة الجرب المسحوقى الذى يسببه الفطر *Spongospora subterranea* أظهرت معظم السلالات مقاوِمة ثابتة للجرب المسحوقى فى كل من اختبارات الصوبة والحقل، وكانت مقاومة البعض منها جوهرية، حيث انخفضت الإصابة وشدتها فى الدرنات بنسبة أكثر من ٥٠٪، ولكن لم تتأثر إصابة الجذور وتثآللها (Tegg وآخرون ٢٠١٣).

وقد تبين أن التباينات المقاومة للجرب العادى التى ظهرت فى مزارع الخلايا المعاملة بالسُم البكتيرى thaxtomin A فى إحدى الدراسات لم يكن مردها الانتخاب فى وجود السم بالمزارع، وإنما كان ظهورها طبيعيًّا بفعل إجراءات مزارع الخلايا ذاتها (Tomita & Fujita ٢٠١٨).

مصادر المقاومة

تتوفر المقاومة للجرب العادى فى عدد من أنواع الجنس *Solanum*، منها ما يلى: *S. chacoense*، و *S. commersonii*، و *S. phureja*، و *S. yungasense*، وكذلك فى *S. tuberosum* (عن Zimnoch-Guzowska وآخرين ٢٠٠٥).

وعندما أُجرى تقييم شمل ١٠٠ سلالة من ١٨ نوع برى ثنائى التضاعف مُنتج للدرنات لمقاومة الجرب الذى يسببه *Streptomyces scabies* .. وجدت المقاومة فى

الأنواع *Solanum bukasovii*، و *S. canasense*، و *S. multidissectum* (Hosaka وآخرون ٢٠٠٠).

هذا.. وتُوجد اختلافات كبيرة بين أصناف البطاطس فى قابليتها للإصابة بالجرب العادى.

وراثة المقاومة

ذُكر أن المقاومة يتحكم فيها جين واحد سائد، ولكن وُجد فى إحدى الدراسات أن المقاومة يتحكم فيها ٢-٣ جينات. وفى دراسة ثالثة وُجد أن الآليل السائد فى أحد المواقع يتحكم فى المقاومة، بينما يشترك معه فى التحكم فى المقاومة موقع آخر عندما يكون فى حالة متنحية أصيلة.

وقد أمكن إنتاج سلالات رباعية التضاعف أصيلة فى صفة المقاومة (عن Tarn وآخرين ١٩٩٢).

وفى دراسة على وراثة المقاومة للجرب العادى — الذى تسببه عدة أنواع من الجنس *Streptomyces* — فى عشيرة ثنائية التضاعف من *Solanum phyreja-S. stenotomum*، قدرت درجة التوريث على النطاق العريض (H) بنحو ٠,١٨، بينما لم يوجد أى تباين وراثى إضافى فيها؛ بما يعنى أن درجة التوريث على النطاق الضيق (h^2) فيها كانت صفرًا. (Haynes وآخرين ٢٠٠٩).

طبيعة المقاومة

استخدم سُمِّ الفطر *Streptomyces* spp. فى انتخاب سلالات خلايا كانت مقاومة للفطر، وتبين أنها — تقاوم — كذلك — مسببات مرضية أخرى من تلك التى تُهاجم الدرنات، وكانت تلك المقاومة قاصرة على نسيج الدرنة. وقد استجابت السلالات المنتخبة لكل من الفطر وسُمِّه بإنتاج مزيد من طبقات خلايا الفِلِلم phellem فى بيريدرم الدرنة، وتراكم مزيد من البولى فينولات السيوبرينية suberin polyphenols فى تلك الأنسجة. كذلك فإن تلك السلالات أظهرت تعبيرًا أقوى للجينات التى ترتبط بتمثيل

السيوبرين. وبالمقارنة.. فإن الجينات ذات العلاقة باستجابات الدفاع الداخلية لم يختلف تعبيرها بين السلالات المقاومة والسلالات القابلة للإصابة؛ حيث كان مرد المقاومة إلى منع الإصابة بحثِّ الزيادة فى طبقات البيريدرم والسوبرة فى بيريدرم الدرنة (Thangavel وآخرون ٢٠١٦).

مصادر إضافية

لمزيد من التفاصيل حول مواضيع هذا الفصل .. يمكن الرجوع إلى:

Elphinstone (١٩٩٤): بخصوص وراثة المقاومة للأمراض البكتيرية.

Zimnoch-Guzowska وآخرين (٢٠٠٥): بخصوص التربية لمقاومة الأمراض البكتيرية.

الفصل الثانى عشر

التربية لمقاومة الأمراض الفيروسية

استعراض لأمراض البطاطس الفيروسية ومقاومتها بالتربية

يُصاب محصول البطاطس بعدة فيروسات، وهى تشمل فيروسات X، و A، و Y، والتفاف الأوراق، و S، و C، وعدة فيروسات تتواجد فى التربة، وفيرويد الدرنة المغزلية. ويعد فيرس C شديد القرابة من فيرس Y. وينتقل فيروسا X، و S وفيرويد الدرنة المغزلية بالملامسة. أما فيروسا Y، والتفاف الأوراق فينتقلان بواسطة المن. وبعد فيرس X الأكثر انتشارًا (عن Poelham & Sleper ٢٠٠٥).

ويبين جدول (١٢–١) خصائص أهم فيروسات البطاطس.

جدول (١٢–١): خصائص أهم فيروسات البطاطس[أ] (عن Thieme & Thieme ٢٠٠٥).

الفيرس	وسائل الانتقال
Potato leafroll luteouvirus (PLRV)	المن بطريقة متبقية persistent
Potato Y potyvirus (PVY)	ناقلات حشرية بطريقة غير متبقية nonpersistent وميكانيكيًّا
Potato A potyvirus (PVA)	ناقلات حشرية بطريقة غير متبقية وميكانيكيًّا
Potato V potyvirus (PVV)	ناقلات حشرية بطريقة غير متبقية وميكانيكيًّا
Potato X potexvirus (PVX)	ميكانيكيًّا وبالتلامس
Potato M carlavirus (PVM)	المن بطريقة غير متبقية وميكانيكيًّا
Potato S carlavirus (PVS)	المن بطريقة غير متبقية وميكانيكيًّا

أ– تنتقل جميع هذه الفيروسات بالتطعيم.

طرز المقاومة

تُعرف فى البطاطس عدة طرز لمقاومة الفيروسات؛ هى: القدرة على تحمل الإصابة tolearnce، ومقاومة انتشار الإصابة infection resistance، وفرط

الحساسية hypersensitivity (وهى التى تعطى مناعة الحقل field-immunity)، والمقاومة القصوى extreme resistance (أو المناعة immunity).

تتميز النباتات القادرة على تحمل الإصابة بأنها تصاب بالفيرس، إلا أن أعراض الإصابة به لا تكون شديدة، كما لا يقل المحصول كثيرًا من جراء الإصابة. لا يمكن الاعتماد – كثيرًا – على هذا الطراز من المقاومة؛ نظرًا لما يمكن أن يحدثه من مشاكل؛ فهو يُعَقِّد مسألة اعتماد التقاوى، كما يعد مصدرًا كبيرًا للفيرس فى الحقل، يمكن أن تنتشر منه الإصابة إلى الأصناف الأخرى الحساسة للفيرس.

وتعرف مقاومة انتشار الإصابة infection resisitance بأنها المقاومة التى يترتب عليها اقتصار الإصابة – تحت ظروف الحقل – على نسبة قليلة فقط من النباتات. يتحكم فى هذا الطراز من المقاومة جينات متعددة غالبًا. وتؤدى التلقيحات بين السلالات الخضرية المتوسطة المقاومة وبعضها البعض إلى انعزال بعض النباتات التى تكون أكثر مقاومة من أى من الأبوين، بينما تنعزل من التلقيحات بين السلالات العالية المقاومة والسلالات القابلة للإصابة نباتات متوسطة المقاومة.

أما حالات فرط الحساسية والمناعة.. فإنها تكون – غالبًا – صفات بسيطة وسائدة، وتتوفر الجينات التى تتحكم فيها فى أصناف البطاطس التى تنتمى لمجموعتى Tuberosum، و Andigena، وفى الأنواع المزروعة الثنائية التضاعف، وفى عديد من الأنواع البرية. إلا أنه توجد عدة فيروسات هامة لا تتوفر لها مقاومة من أى من طرازى المناعة، أو فرط الحساسية.

وبالنظر إلى أن الفيروسات يمكن مقاومتها بفاعلية باستخدام تقاوٍ معتمدة جيدة .. فإن التربية لمقاومة الفيروسات قد تأتى فى الأهمية بعد التربية للآفات الهامة الأخرى التى لا تكافح إلا بزراعة الأصناف المقاومة.

جينات المقاومة للفيروسات ومصادرها

من بين أكثر جينات المقاومة للفيروسات التى أثبتت فاعليتها ما يلى:

١– جينات Rx للمقاومة القصوى لفيرس إكس البطاطس من Andigena (سلالة CPC 1673) و *S. acaule* (سلالة CPC 379).

٢- جينات Ny للمقاومة بفرط الحساسية بفيرس واى البطاطس من *S. demissum* (سلالة CPC 4) وسلالة *S. microdontum* (CPC 51a) وكلاهما فى خلفية مقاومة حقلية من *S. phureja* (سلالة CPC 979)، والنوع *S. chacense* (سلالة CPC 51b، وهى نفسها مثل 51a ولكن فى خلفية وراثية مختلفة).

٣- الجين Ry للمقاومة القصوى لفيرس واى البطاطس من *S. stoloniferum* (سلالة CPC 9، و 28.4)، إلاّ أن الهجين 303/34 من ألمانيا يُعد مصدرًا أكثر استعمالاً.

وجميع هذه الجينات أعطت مقاومة دامت دون انهيار durable (عن Bradshaw & Ramsey ٢٠٠٥).

ونعرض فى جدول (١٢-٢) بيانًا بجينات مقاومة مختلف فيروسات البطاطس — حسب مصادرها — ونوع المقاومة التى توفرها.

جدول (١٢-٢): جينات المقاومة لمختلف فيروسات البطاطس – حسب مصادرها – ونوع المقاومة التى توفرها (عن Thieme & Thieme ٢٠٠٥).

الجين	طراز المقاومة (أ)	الفيرس	النوع
Ny, Na_{tbr}, Na, Nc_{tbr}, Nv, Nx_{tbr}, Nb_{tbr}	HR	PVA, PVA, PVAstr A, PVA str C, PVV, PVX (1,3), PVX (2)	*S. tuberosum*
Rx	ER	PVX (1,2,3,4)	*S. t.* ssp. *tuberosum*
Ra_{adg}, Ny_{adg}, Rx_{acl}	HR	PVA, PVY^{O}, PVX (1,2,3,4)	*S. t.* ssp. *andigena*
Ry_{adg}, Ra_{adg}, Rx_{adg}	ER	$PVY^{1,2}$, PVA, PVX (1,2,3,4)	
Rx_{HB}, RX_{c}	ER	PVX (HB) , PVX (2)	*S. sucrense*
Ra, Ry sto, Ry_{sto}^{na}, Ry_{sto}^{rua}, Na_{sto}	ER , ER (Y), ER (V)/HR (V)	PVA, PVY, $PVY^{1,2}$, PVV	*S. stoloniferum*
Ry_{sto}^{rua}, Ry_{sto}^{rna}, Ry_{sto}^{n1}, Ry_{sto}^{n2}	HR (A)	PVA, PVY	

يتبع

تابع جدول (١٢–٢):

النوع	الفيرس	طراز المقاومة (أ)	الجين
S. sparsipilum	PVX (1,3)	HR	NX_{tbr}^{spl}
S. phureja	PVX	HR	Nx_{phu}
S. microdontum	PVA	HR	Ny_{chc}
S. hougasii	PVY, PVA	ER	Ry_{hou}
S. demissum	PVY, PVA	HR	Ny_{dms}, Ry_{dms}
S. chacoense	PVY,	HR	Ny_{chc} Nx_{chc}
	PVX (1,2,3,4)		
S. acaule	PVX (1,2,3,4)	HR	Rx_{acl}
	PVX (1,2,3,4)[3)]	ER	Rx_{acl}, X^{i}

أ– HR: فرط الحساسية، و ER/ مقاومة قصوى

وعمومًا.. فإن من أهم مصادر جينات المقاومة للفيروسات الهامة، ما يلى:

الفيرس	المصادر
التفاف أوراق البطاطس	*S. demissum*، و *S. acaule*
فيرس Y البطاطس	*S. stoloniferum*، و *S. tuberosum* ssp. *andigena*، و *S. phureja*، و *S. stenotomum*، و *S. chacoense*، و *S. demissum*، و *S. microdontum*
فيرس X البطاطس	*S. acaule*، و *S. tuberosum* ssp. andigena

(Jellis ١٩٩٢)

التربية للمقاومة

تُعد التربية لمقاومة فيرس Y البطاطس أسهل بكثير من التربية لمقاومة فيرس التفاف أوراق البطاطس. وتوجه معظم الجهود نحو نقل جينات Ry من *S. stoloniferum*، و ssp. *andigena* إلى البطاطس، وهى جينات سائدة مفردة توفر مقاومة قصوى ضد كل سلالات

فيرس Y البطاطس، كما أن جين Ry المتحصل عليه من بعض سلالات *S. stoloniferum* يوفر — كذلك — مقاومة ضد فيرس A البطاطس.

أما جينات المقاومة لفيرس X البطاطس (الجين Rx من *S. acaule*، و ssp. *andigena*، و ssp. *tuberosum*)، وفيرس S البطاطس (الجين Ns من ssp. *andigena*)، وفيرس M البطاطس (الجين Gm من *S. gourlayi*)، فيمكن الانتخاب لها باستخدام رشاشة تدفع معلق الفيرس مع الكاربورندم بقوة (Jellis ١٩٩٢).

وقد استُخدمت عديد من أنواع البطاطس فى تلقيحات نوعية، أو فى تهجينات جسمية لنقل صفة المقاومة لعدد من الفيروسات (أو المن الناقل لها)، كما يلى (عن Thieme & Thieme ٢٠٠٥):

النوع	الفيروسات (أو المن الناقل لها) التى يقاومها
S. berthaultii	المن
S. brevidens	PLRV, PVY,PVX
S. cardiophyllum	PVY
S. chacoense	PVY, PVX, PVA
S. commersonii	PVX
S. etuberosum	PLRV, PVY, المن
S. tarnii	PVY
S. verrucosum	PLRV
S. tuberosum	PLRV, PVY, PVX, PVM, PVA

ومن الأمثلة على ذلك الهجن الجسمية بين البطاطس الثنائية التضاعف والنوع الثنائى التضاعف *S. brevidens*، والتى استخدمت فى نقل صفات المقاومة لكل من فيرس التفاف أوراق البطاطس، وفيرس واى البطاطس، وفيرس إكس البطاطس من النوع البرى إلى البطاطس. ولقد أظهرت الدراسة تحكم جين واحد فى المقاومة لفيرس التفاف أوراق البطاطس فى النوع البرى، وأن هذا الجين يختلف عن تلك التى تتحكم فى فيروسى واى البطاطس وإكس البطاطس، وأن الجين أو الجينات التى تتحكم فى الفيروسين الأخيرين يحملان مرتبطين فى *S. brevidens* (Valkonen وآخرون ١٩٩٤).

واستخدمت أساليب التحويل الوراثى — على نطاق واسع — فى التربية لمقاومة الفيروسات، وذلك بالاعتماد على عدد من الاستراتيجيات المتاحة للهندسة الوراثية. فلقد أمكن التحويل الوراثى لمقاومة الفيروسات باستخدام جينات الغلاف البروتينى للفيروسات، وبروتينات الحركة، والـ replicases، والـ RNAs التى لا تُترجم untranslatable سواء أكانت sense أم antisense، والـ proteases، والـ defective interfering RNAs؛ كذلك أمكن الاستفادة من التعبير عن الـ ribozymes، والـ double-stranded RNA-specific ribonuclease، والبروتينات المضادة للفيروسات، وجينات المقاومة للمسببات المرضية والـ plantibodies (Kawchuk & Prüfer ١٩٩٩).

التربية لمقاومة فيرس واى البطاطس PVY

تتوفر عدة سلالات من فيرس Y البطاطس، الذى ينتشر فى جميع أنحاء العالم، ويسبب خسائر كبيرة فى المحصول. وهو فيرس غير متبقٍ وينتقل بواسطة حشرة المن.

وتتوفر عدة طرز من المقاومة للفيرس؛ هى:

١– توجد درجة من القدرة على تحمل الإصابة بالفيرس فى بعض الأصناف؛ مثل انترناشيونال كدنى International Kidney.

٢– تتوفر المقاومة لانتشار الإصابة Infection Resistance فى بعض الأصناف مثل بنتلاند كرون Pentland Crown.

٣– توجد المقاومة القصوى Extreme Resistance فى بعض الأنواع البرية؛ مثل *S. stoloniferum*، ويتحكم فيها جينات سائدة، ربما تكون ضد كل سلالات الفيرس.

سلالات الفيرس ومصادر ووراثة المقاومة

تُعرف ثلاث مجموعات من سلالات الفيرس، هى: PVY^o، و PVY^n، و PVY^c. وقد وُجدت مقاومة حقل على درجة عالية من الكفاءة ضد كل من PVY، و PVA، خاصة فى المناطق التى يقل فيها مستوى تواجد الفيرس. كذلك يُستخدم جينان رئيسيان فى التربية للمقاومة، هما: N_y، وR_{y}، وقد يكون لكل منهما عدة آليات. وتتحكم

جينات Ny فى تفاعل تحللى necrogenic، وهى التى حُصِلَ عليها من *S. tuberosum* (مجموعة Tuberosum)، و *S. chacoense*، و *S. microdontum*، و *S. demissum*. ويتوقف تفاعل بعض جينات Ny على سلالة الفيرس، بينما تعمل جينات Ny أخرى ضد كل السلالات. وتتحكم جينات Ry فى المقاومة القصوى (المناعة) ضد كل سلالات PVY، و PVA. وتتضمن مصادر جينات Ry كلاً من: *S. tuberosum* (مجموعة Andigena)، و *S. demissum*، و *S. hougasii*، و *S. stoloniferum*. وأكثر جينات المقاومة القصوى شيوعًا الجينين Ry_{sto}، و Ry_{adg}.

هذا.. ويمكن التقييم للمقاومة القصوى لكل من PVX، و PVY فى مرحلة نمو البادرة (عن Tarn وآخرين ١٩٩٢).

كما يتحكم الجينان Na، و Ns فى المقاومة بفرط الحساسية ضد PVA، و PVY^C، على التوالى.

وبينما يتحكم الجين Nc فى فرط الحساسية لـ PVY^C — وهى سلالة غير مهمة من PVY– فإنه لا يُكسب النباتات مقاومة لأى من PVY^O أو PVY^N، ولا تُعرف جينات لفرط الحساسية لهاتين السلالتين.

ويتحكم فى المناعة لفيرس Y البطاطس جين واحد سائد حُصل عليه من *S. stoloniferum*، وهو جين يتحكم — كذلك — فى المناعة ضد فيرس A البطاطس.

ويتحكم فى المقاومة القصوى لفيرس Y البطاطس ثلاثة آليلات.

وإذا ما اقتُرِنَ جين المناعة لفيرس Y البطاطس وفيرس A البطاطس بالجين Xi — الذى يتحكم فى المقاومة القصوى لفيرس X البطاطس — فإن ذلك يُعطى حماية تامة ضد جميع سلالات PVA، و PVY، و PVX. ولذا يُفضل المربون التربية للمناعة ضد الثلاثة فيروسات عن التربية للمقاومة بفرط الحساسية (عن Opena ١٩٩٠).

ووُجد فى تركيب وراثى مُتحصل عليه من *S. tuberosum* subsp. *andigena* مقاومة قصوى لفيرس واى البطاطس (Y^O) تتفوق epistatic على مقاومة بفرط الحساسية (Valkonen وآخرون ١٩٩٤).

لقد أجرى تقييم لعدد من أنواع الجنس *Solanum* البرية لمقاومة فيرس Y البطاطس، وتبين منه عدم ظهور أى أعراض للإصابة على الأنواع *S. cardiophyllum*، والهجين الجنسى *S. brevidens* × *S. etuberosum*، و *S. etubrosum*، و *S. tarnii*. وكذلك تبين وجود نسبة عالية من الموت بين أفراد أنواع المن *Aphis frangulae*، و *Aulacorthum solani*، و *Myzus nicotianae* على *S. etuberosum*؛ بما يفيد أن المقاومة القصوى لهذا النوع تعود جزئيًّا لعدم مناسبته كعائل للحشرة الناقلة للفيرس. كلك فشلت العدوى الميكانيكية بالفيرس لهذا النوع (Thieme & Thieme ١٩٩٨).

كذلك وُجدت المقاومة فى كلٍ من *S. phureja*، و *S. stoloniferum* (عن Hermanová وآخرين ٢٠٠٧).

كما وُجدت المقاومة لفيرس التفاف أوراق البطاطس، وفيرس واى البطاطس، ولمن الخوخ الأخضر فى السلالة PI 245939 من النوع *S. etuberosum*، وكذلك فى نسل التلقيح الرجعى الثانى لهذه السلالة مع البطاطس (Novy وآخرون ٢٠٠٢).

وقد اشتركت أنواع الجنس *Solanum* ذات رقم توازن الإندوسبرم endosperm balance number (اختصارًا: EBN) = 1 فى المقاومة لفيرس واى البطاطس بدرجة أكبر عما بين الأنواع ذات رقم الـ EBN المختلف عن ذلك (Cai وآخرون ٢٠١١).

وأمكن الحصول على سلالتين (PS 1581، و PW 227) من نسل تهجين بين البطاطس والنوع *S. stoloniferum* أظهرتا مقاومة قصوى لفيرس واى البطاطس. ولقد أُجرى التقييم للمقاومة بالعدوى الميكانيكية بكل من PVY^{O}، و PVY^{N}، وكذلك بعد العدوى بالتطعيم بـ PVY^{O}. وقد تبين أن المقاومة القصوى يتحكم فيها جين واحد سائد، ولكن الانعزالات الملاحظة انحرفت عن النسب المتوقعة، ويُعتقد أن مرد ذلك كان لتأثيرات محوِّرة كبيرة أدت إلى ظهور زيادة فى التراكيب الوراثية القابلة للإصابة فى بعض الأنسال عما كان متوقعًا (Flis وآخرون ١٩٩٥).

ويُوجد بالموقع الجينى pvr2 بالبطاطس آليلات متنحية تتحكم فى المقاومة لسلالات فيرس واى البطاطس، ومنها: $pvr2^{1}$، الذى يتحكم فى المقاومة لسلالة

الفيرس PVY-0، و $PVr2^2$، الذى يتحكم فى المقاومة لسلالتى الفيرس PVY-0، و PVY-1 (Ruffel وآخرون ٢٠٠٢).

كما اكتُشف جين جديد يتحكم فى فرط الحساسية لفيرس واى البطاطس فى البطاطس، ويقع على الكروموسوم ٤ (Celebi-Toprak وآخرون ٢٠٠٢).

ويحمل صنف البطاطس اليابانى Konafubuki الجين Ry_{chc} الذى يتحكم فى المقاومة القصوى لفيرس واى البطاطس. يقع هذا الجين فى أقصى الطرف البعيد لكروموسوم ٩، وهو موقع يختلف عن مواقع جينات المقاومة القصوى الأخرى لفيرس واى البطاطس، وربما يقع ضمن أحد عناقيد جينات المقاومة (Sato وآخرون ٢٠٠٦).

وأمكن اكتشاف جين جديد لفرط الحساسية لفيرس واى البطاطس فى صنف البطاطس Rywal أُعطى الرمز Ny-1. وهذا الجين فعّال بفرط الحساسية ضد كل من سلالات الفيرس العادية وتلك التى تُحدث بقعًا متحللة. وقد وُجد أن الجين Ny-1 يقع على الذراع القصير للكروموسوم IX، حيث تتعنقد عديد من جينات المقاومة. هذا.. وتبين أن التعبير عن فرط الحساسية فى الصنف Rywal يعتمد على درجة الحرارة؛ حيث تكون فعالة فى حرارة ٢٠ °م، بينما تُصاف النباتات جهازيًّا فى حرارة ٢٨ °م (Szajko وآخرون ٢٠٠٨).

ويتحكم الجين Ry_{sto} فى صفة المقاومة القصوى extreme resistance لفيرس واى فى البطاطس. وقد أمكن تطوير واسمتين STS للتعرف على هذا الجين، وعند استخدامهما أمكن التعرف على جميع أصناف البطاطس التى تحمل جين المقاومة القصوى، وعددها ٣٨ من بين ١٨٨ صنفًا تم اختبارها (Song & Schwarzfischer ٢٠٠٨).

وأمكن التعرف على الجينين Ny_{tbr}، و Nz_{tbr} فى عديد من أصناف أمريكا الشمالية. كما أمكن الاستدلال على وجود جينى N آخرين فى الصنف Yakon Gem، والاستدلال على وجود جين N آخر فى الصنفين Yukon Gem، و Rio Grande Russet. وربما تفيد جينات N تلك كمصدر هام للمقاومة لسلالات فيرس واى البطاطس العديدة (Rowley وآخرون ٢٠١٥).

كما وُجد أن الجين Ry_{chc} يوفر حماية بالمقاومة القصوى ضد سلالات فيرس Y البطاطس (PVY^{O}، و PVY^{N}، و PVY^{NTN})، إلاّ أن الحرارة العالية (٢٨ ْم) تُضعف من مستوى المقاومة؛ حيث تظهر على هذه الدرجة بقع متحللة موضعية على الأوراق بعد خمسة أيام من العدوى بالفيروس، وأعراض جهازية بعد ٢٨ يومًا من العدوى. هذا.. إلا أن تلك الأعراض وكذلك تركيز الفيرس فى النباتات الحاملة للجين يكون أقل مما فى النباتات القابلة للإصابة (Ohki وآخرون ٢٠١٨).

كما ذُكر أن الجين Ny-1 يتحكم فى المقاومة بفرط الحساسية لفيرس واى البطاطس. وعندما وُجد هذا الجين فى حالة duplex — كما فى السلالة PB07-37، فإن حجم البقع المتحللة بالأوراق انخفض بنسبة ٦٨٪، مقارنة بالانخفاض الذى حدث فى نباتات الصنف Rywal الذى يحمل الجين Ny-1 فى حالة simplex (Szajko وآخرون ٢٠١٩).

وأمكن تطوير واسمة SCAR للجين Ry_{adg} المسئول عن المقاومة لفيرس واى البطاطس (Kasai وآخرون ٢٠٠٠).

كما أمكن التوصل لثلاث واسمات وراثية للجينين Ry_{sto}، و Ry_{adg} المسئولين عن المقاومة القصوى لفيرس واى البطاطس، وكانت الواسمات الثلاث ترتبط بالجين Ry_{sto}، وتم استخدامها فى التقييم للمقاومة (Heldak وآخرون ٢٠٠٧).

طبيعة المقاومة

وجد أن مقاومة النوع *S. brevidens* لكل من فيرس واى وإكس البطاطس قد ترتبط ببطء حركة الفيرس من خلية لأخرى وليس لبطء تكاثر الفيرس (Valkonen وآخرون ١٩٩١).

التحويل الوراثى للمقاومة

أدى تحويل البطاطس وراثيًّا بجين الغلاف البروتينى لفيرس واى البطاطس (سلالة N) إلى جعل النباتات مقاومة للفيرس (Okamoto وآخرون ١٩٩٦).

وأمكن إنتاج بطاطس محولة وراثيًّا بكلٍ من جين الغلاف البروتينى لفيرس Y البطاطس لجعلها مقاومة للفيرس، وبالجين cryV-Bt من *Bacillus thuringensis kurstaki* المسئول عن المقاومة لحشرات رتبتى حرشفية الأجنحة وغمدية الأجنحة (Li وآخرون ١٩٩٩).

وأدى التعبير عن جين الغلاف البروتينى لفيرس واى البطاطس فى البطاطس المقاومة للفيرس إلى تعطيل استجابة فرط الحساسية التى تحدث فى النباتات المقاومة عند تعرضها للإصابة بالفيرس (Nie وآخرون ٢٠٠٨).

التربية لمقاومة فيرس إكس البطاطس

ينتقل فيرس إكس البطاطس PVX ميكانيكيًّا بالملامسة من خلال الجروح، ولا يحتاج إلى حشرة المن لنقل الإصابة.

اختبار المقاومة

يمكن إجراء اختبار المقاومة لفيرس X البطاطس فى مراحل متعددة من النمو. فالبادرات التى تنمو فى أحواض شتلة صغيرة يمكن رشها بمعلق للفيرس مُنتج بأوراق من التبغ. ويتم التخلص من البادرات القابلة للإصابة، بينما تُنقل البادرات المتبقية إلى أُصص. ويتم عدوى نباتات الأصص ميكانيكيًّا بالحك، وتقدر مقاومتها. وتكون الخطوة التالية تطعيم فرع من التبغ أو الداتورة المصابة بالفيرس على ساق من سلالات البطاطس التى أبدت مقاومة فى الاختبارات السابقة. وبعد يومين من ذلك الإجراء يجرى اختبار لتواجد الفيرس فى البطاطس التى لا تظهر عليها أعراض الإصابة إما سيرولوجيًّا، وإما بعدوى نبات دال مثل *Gomphrena globosa* بعصير من ساق نبات البطاطس الذى سبق عدواه بالتطعيم عليه. ولهذا الاختبار أهميته فى تحديد تواجد الفيرس فى البطاطس الخالية من أعراض الإصابة من عدمه (عن Poelham & Sleper ٢٠٠٥).

سلالات الفيرس ومصادر ووراثة المقاومة

تُعرف ثلاثة طُرز من المقاومة لفيرس X البطاطس، هى: المقاومة للإصابة resistance to infection، وفرط الحساسية hypersensitivity، والمقاومة القصوى extreme resistance أو — مجازًا – المناعة immunity. ويُركز مربى البطاطس على

طرازى المقاومة بفرط الحساسية والمناعة. ويتحكم فى فرط الحساسية جين واحد سائد هو Nx. ويُعرف جين آخر هو Nb يوفر مناعة حقلية ضد السلالة B من الفيرس. ومن الجينات الأخرى لمقاومة فيرس X البطاطس الجينات Ne، و Nr، و Rx، و Rx_{acl}، و Rx_{adg} (عن Poelham & Sleper ٢٠٠٥).

يتحكم الجين Nb فى المقاومة للسلالة B، وهو جين قليل الأهمية؛ لأن السلالة B لفيرس X ليست واسعة الانتشار. أما الجين Nx فإنه يوجد فى عديد من الأصناف الإنجليزية القديمة؛ مثل كنج إدوارد، وإبيكيور Epicure، وقد ساعد على بقاء هذه الأصناف خالية من الإصابة بفيرس X. هذا.. بينما يوجد الجين Rx فى عديد من الأصناف الهولندية الحديثة.

ويُذكر أنه تتوفر عدة مصادر لمقاومة الفيرس؛ منها مقاومة شاملة Comprehensive resistance توجد فى سلالة وزارة الزراعة الأمريكية التى نتجت من البادرة رقم ٤١٩٥٦، وفى السلالة الخضرية CPC 1673 لتحت النوع *S. tuberosum* ssp. *andigena*.

تُقسم سلالات الفيرس إلى أربع مجموعات (١ إلى ٤) اعتمادًا على تفاعلاتها مع جينات لفرط الحساسية (Nx وآليله Nb)، وللمقاومة القصوى Rx. ويتشابه الجينان Nx، و Rx لمقاومة PVX مع الجينين Ny، و Ry لمقاومة فيرس واى البطاطس PVY. وعادة.. تُعَرَّف جينات المقاومة تبعًا لأصلها؛ فمثلاً.. Rx_{acl} أصله من *S. acaule* والجينات: Rx (المتحصل عليه من الصنف الشيلى غير المحسن Villaroela التابع لمجموعة Tuberosum)، و Rx_{acl} (المتحصل عليه من *S. acaule*)، و Rx_{adg} (المتحصل عليه من نسل السلالة CPC 1673 التى تتبع مجموعة Andigena).. جميعها تُكسب النبات مقاومة قصوى.

وقد وجد — كذلك — طرازًا متنحيًّا من المناعة لفيرس X البطاطس فى *S. tuberosum*.

هذا.. وقد أُدخلت الجينات Nb، و Nx، و Rx، و Rx_{acl}، و Rx_{adg} فى عديد من الأصناف.

واكتشف فى بوليفيا سلالة من الفيرس قادرة على كسر المقاومة أُعطيت الاسم PVX_{HB}، ووجد أنها تكسر مقاومة الجينات Nb، و Nx، و Rx_{acl}، و Rx_{adg}. وتظهر — كذلك — بسهولة — سلالات من PVX قادرة على كسر مقاومة الجين Nx

ولقد أمكن التوصل إلى جين سائد للمقاومة القصوى ضد السلالة PVX_{HB} فى النوع البرى البوليفى *S. sucrense*، وأمكن نقل هذا الجين إلى جيرمبلازم رباعى التضاعف خصب يتلقح بسهولة مع أصناف مجموعة Tuberosum (عن Tarn وآخرين ١٩٩٢).

تتوفر مستويات عالية من المقاومة لفيرس إكس البطاطس كما أسلفنا، ويُعرف منها المقاومة بفرط الحساسية، والمقاومة القصوى extreme resistance، والمقاومة للإصابة resistance to infection، والطراز الأخير كمّى فى وراثته.

يتحكم فى المقاومة بفرط الحساسية جين واحد سائد يُوَّرث فى نمط رباعى الكروموسوم tetrasomic fasion. ولقد أمكن تمييز مجموعات سلالات من فيرس إكس البطاطس باستعمال أصناف لا تحمل أى مقاومة (التركيب الوراثى n_xn_b)، وإما واحد من جينين للمقاومة (N_xn_b أو $n_x N_b$) أو كلا الجينين (N_xN_b). واختبرت فرط الحساسية بالعدوى بالتطعيم، وهى التى تُحدث تحللاً فى النمو الخضرى، وتلك علامة أوضح بكثير من البقع الموضعية.

ويبين جدول (١٢-٣) العلاقات بين جينات فرط الحساسية ومجموعات سلالات الفيرس. وتتحدد فرط الحساسية لـ PVX، و PVX^B بالجينين N_x، أو N_b، على التوالى، علمًا بأن PVX^B سلالة من PVX.

جدول (١٢-٣): العلاقات بين جينات فرط الحساسية ومجموعات سلالات فيرس إكس البطاطس(أ).

الصنف	التركيب الوراثى	مجموعة السلالات			
		1	2	3	4
Arran Banner	n_xn_b	S	S	S	S
Epicure	N_xn_b	R	S	R	S
Arran Victory	n_xN_b	R	R	S	S
Craigs Defiance	N_xN_b	R	R	R	S

أ: R = مقاوم Resistant، و S = قابل للإصابة susceptible.

ومن بين مجموعات السلالات الأربع، تُعد المجموعة ٣ هى الأهم، وهى التى تنتمى إليها السلالات الشائعة من فيرس إكس البطاطس. أما المجموعة ٤ فهى الأشرس ولكنها لم تظهر فى الزراعات التجارية للبطاطس. ويتم التعرف على تفاعل سلالات المجموعة ٤ — عادة — بتطعيم طعوم مصابة بفيرس PVX^B على أصناف N_xN_b. ومن المفترض أن PVX^B يُطفِر بسهولة إلى المجموعة ٤ ليصيب كل الأصناف المعروفة من N_xN_b. ويمكن — كذلك — الحصول على سلالات من المجموعة ٣ بتطعيم طعوم PVX^B على أصناف n_xN_b. أما سلالة PVX^B فإنها تنتمى للمجموعة ٢.

وعلى الرغم من سهولة كسر مقاومة فرط الحساسية فى أمراض أخرى (مثل صدأ النجيليات والندوة المتأخرة فى البطاطس)، فإن الأصناف التى تحمل الجين Nx ما زالت تُزرع منذ أكثر من قرن من الزمان دون أن تظهر سلالات جديدة قادرة على كسر مقاومتها.

وعُرِفت كذلك المناعة ضد فيرس إكس البطاطس فى البادرة USDA 41956 وهى التى يوجد فى خلفيتها الوراثية صنف من شيلى.

كذلك أظهرت السلالة CPC 1673 من *S. andigena*، والنوع *S. acaule* مقاومة قصوى، وهى التى يتحكم فيها جين واحد سائد يأخذ الرمز Xi، علمًا بأن الآليلين Xn، و x يُعطيا تفاعل فرط الحساسية والقابلية للإصابة، على التوالى. ويُعد Xi سائدًا على Xn. ويبدو أن المقاومة القصوى هى حالة قصوى من فرط الحساسية (Opena ١٩٩٠).

لقد درست جيدًا التفاعلات التى تحدث بين مختلف عزلات (سلالات) فيرس إكس البطاطس (PVX) وجينات المقاومة فى البطاطس: Nb، و Nx، و Rx (جدول ١٢-٤). إن جميع سلالات الفيرس (باستثناء سلالة من أمريكا الجنوبية تعرف باسم PVX_{HB}) تُقَابَل بمقاومة قصوى فى البطاطس الحاملة للجين Rx، بينما تُحدث بقع متحللة محلية فى *Gomphrena globosa*. أما السلالة PVX_{HB} فإنها تُحدث إصابة

جهازية فى البطاطس الحاملة للجين Rx، وتصيب *G. globosa* دون تكوين لبقع (عن Spence ١٩٩٧).

جدول (١٢-٤): استجابة سلالات فيرس إكس البطاطس (PVX) لجينات المقاومة للفيرس فى البطاطس.

التراكيب الوراثية للبطاطس	مجموعة ١ (DX)	مجموعة ٢ (CP2)	مجموعة ٣ (UK3)	مجموعة ٤ (CP4)	سلالة HB
Nx, Nb, rx	HR	HR	HR	S	S
nx, Nb, rx	HR	HR	S	S	S
Nx, nb, rx	HR	S	HR	S	S
nx, nb, Rx	ER	ER	ER	ER	S

HR: فرط الحساسية، و S: قابلية للإصابة، و ER: مقاومة قصوى.

هذا.. ويتحكم فى المقاومة بفرط الحساسية لفيرس إكس البطاطس جين واحد سائد يأخذ الرمز Nb كما أسلفنا، وهو يقع فى الذراع العلوى للكروموسوم V ويشكل جزءًا من عنقود من جينات المقاومة المسئولة عن المقاومة لعديد من المسببات المرضية (Marano وآخرون ٢٠٠٢).

التربية للمقاومة بالتهجين الجسمى وبالتحويل الوراثى

أمكن بالدمج الكهربائى إنتاج هجن جسمية بين بروتوبلاستات البطاطس من صنف Dejima (٢ن = ٤س = ٤٨) والسلالة الأحادية المضاعفة ATDH1 من *S. acaule* (٢ن = ٢س = ٢٤). وقد تبين وجود مستوى أعلى من المقاومة للفيرس PVX^B فى كل من الهجين وسلالة *S. acaule* الأحادية المضاعفة عما فى البطاطس (Yamada وآخرون ١٩٩٧).

كما أمكن عن طريق التهجين الجسمى بين السلالة PI 1243503 من *Solanum commersonii* (٢ن = ٢س = ٢٤؛ EBN = ٢) — الذى لا يتهجن جنسيًّا مع البطاطس — وسلالة البطاطس الأحادية المتضاعفة SVP11 (٢ن = ٢س = ٢٤، EBN = ٢) ..

أمكن نقل الجين cmm الذى يتحكم فى المقاومة لفيرس إكس البطاطس من النوع البرى إلى البطاطس (Parrella & Cardi ١٩٩٩).

كذلك أظهرت نباتات البطاطس التى حُوِّلت وراثيًّا بجين الغلاف البروتينى لفيرس إكس البطاطس مقاومة ضد الإصابة بالفيرس (Doreste وآخرون ٢٠٠٢).

التربية لمقاومة فيرس التفاف أوراق البطاطس

مصادر ووراثة المقاومة

لا تتوفر مقاومة جيدة لفيرس التفاف أوراق البطاطس Potato Leaf Roll Virus كتلك التى تتوفر بالنسبة لفيروسات X، و A، Y، برغم أنه من الفيروسات الواسعة الانتشار التى تحدث أضرارًا كبيرة للمحصول. وهو فيرس متبق persistent وينتقل بواسطة حشرة المنّ.

يُعيب طراز المقاومة المتوفرة لهذا الفيرس أنها كمية، وتتحكم فيها جينات عديدة؛ لكل منها تأثير بسيط على الصفة؛ مما يؤدى إلى فقد بعضها أثناء الانتخاب؛ لذا تصعب التربية لمقاومة هذا الفيرس مع الاحتفاظ — فى نفس الوقت — بالصفات الأخرى المرغوبة.

تحدث المقاومة للفيرس نتيجة لتفاعل عدد من العوامل تتعلق بكل من العائل، والناقل، والفيرس. وتُعد مقاومة العائل مقاومة حقل (مقاومة للحقن أو للإصابة)، ويبدو أنه يتحكم فيها عديدًا من الجينات الثانوية. ولا تُعرف مناعة أو مقاومة قصوى لهذا الفيرس.

وقد وُجدت مقاومة غير عادية فى ستة أنواع من الجنس *Solanum*، كما استُخدم *S. acaule*، و *S. demissum* كمصدر للمقاومة فى عديد من الأصناف.ووُجد مصدر مبشر للمقاومة فى كلٍ من *S. etuberosum*، و *S. brevidens* إلاّ إنه ليس من السهل تلقيحهما مع *S. tuberosum*. وقد نُقلت بالفعل مقاومة *S. etuberosum* إلى *S. tuberosum* بالتلقيح الجنسى. كذلك نُقلت المقاومة لكلٍ من فيروسى التفاف أوراق

البطاطس ووای البطاطس من *S. brevidens*، ولكن بطريق التهجين الجسمى (عن Tarn وآخرين ١٩٩٢).

وقد ذُكر أن المقاومة تتوفر فى عدة أنواع، منها *S. tuberosum*، و *S. demissum*، و *S. andigena*، و *S. acaule*، و *S. stoloniferum*، و *S. chacoense* (Opena ١٩٩٠).

كما اكتشفت مقاومة — بَدَت كمقاومة قصوى — لفيرس التفاف أوراق البطاطس فى سلالة من النوع البرى *S. chacoense* (Brown & Thomas ١٩٩٤).

وتظهر المقاومة العالية لفيرس التفاف أوراق البطاطس فى بعض سلالات النوع الثنائى التضاعف *S. phureja*. تظهر تلك المقاومة بقوة فى أنسجة الأوراق، حيث لا ينتقل إليها الفيرس من السيقان وأعناق الأوراق (التى يتواجد فيها الفيرس بقدر أكبر) أو ينتقل إليها بصعوبة شديدة. ولا يزيد تركيز الفيرس فى أوراق النباتات المحقونة من هذا النوع عن ٢٪ من التركيز الذى يصل إليه الفيرس فى الصنف Maris Piper القابل للإصابة (Franco-Lara & Barker ١٩٩٩).

هذا.. ويحمل العديد من الأنواع البرية والمزروعة من الجنس *Solanum* جينات لمقاومة فيرس التفاف أوراق البطاطس، ويُعد *S. chacoense* أهمها فى التربية للمقاومة. كذلك وُجدت جينات لمقاومة الفيرس فى كلٍ من *S. demisum*، و *S. acaule*، وفى أنواع أخرى مثل *S. brevidens*،و *S. etuberosum*، و *S. pinnatisectum*، و *S. varrucosum*، وقد استُخدمت جميعها — كذلك — فى التربية لمقاومة الفيرس (عن Hermanová وآخرين ٢٠٠٧).

وقد تبين أن درجة توريث صفة المقاومة الحقلية لفيرس التفاف أوراق البطاطس h^2 تقدر بنحو ٠,٧٢، وتلك درجة عالية تجعل من السهل الانتخاب للصفة فى الأجيال الانعزالية. ويستدل من نتائج الدراسة أن صفة المقاومة تلك يتحكم فيها جينات رئيسية (Brown وآخرون ١٩٩٧).

هذا.. ويتحكم فى المقاومة لفيرس التفاف أوراق البطاطس عوامل وراثية تحد من إصابة النباتات بالفيرس عن طريق المن الحامل له، أو تحد من تكاثر الفيرس وتراكمه فى النبات.

وقد وُصفت المقاومة للمن بأنها عديدة الجينات، بينما وصفت المقاومة لتراكم الفيرس بأنها بسيطة. وأظهر تحليل موقع QTL للمقاومة لتراكم الفيرس وجود QTL رئيسية وإثنتان ثانويتان. والرئيسية هى PLRV1 وتقع على الكروموسوم ١١، وفسَّرت ٥٠٪ – ٦٠٪ من تباين الشكل المظهرى، أما الـ QTLs الثانويتان فيقعا على الكروموسومين 5، و 6. وتقع PLRV.1 على الكروموسوم ١١ قريبًا من الموقع RGL الذى يضم عددًا من جينات R، والتى منها جينات لمقاومة فيرس Y البطاطس ولفرط الحساسية لفيرس A البطاطس (عن Marczewski وآخرين ٢٠٠١، و Hermanová وآخرين ٢٠٠٧).

وقد أمكن التوصل إلى واسمة RAPD (هى: $OPG17_{450}$) ترتبط بالجين Ns المسئول عن المقاومة لفيرس إس البطاطس PVS (Marczewski وآخرون ٢٠٠١).

كما أمكن التوصل إلى عدة واسمات RAPD ترتبط بالجين Rlr_{etb} المسئول عن المقاومة لفيرس التفاف أوراق البطاطس والمتحصل عليه من *S. etuberosum* (Kuhl وآخرون ٢٠١٦).

التربية للمقاومة

يؤدى التفاعل بين فيروسى واى البطاطس، وإكس البطاطس إلى خفض مستوى المقاومة لفيرس التفاف أوراق البطاطس. ولذا.. يوصى بإدخال المقاومة لهذين الفيروسين (Y، و X البطاطس) مع المقاومة لفيرس التفاف أوراق البطاطس (عن Tarn وآخرين ١٩٩٢).

يتحكم فى المقاومة لفيرس التفاف أوراق البطاطس عديد من الجينات، ويمكن زيادة مستوى المقاومة بتلقيح سلالات مقاومة معًا، بينما يؤدى التلقيح مع سلالة قابلة للإصابة إلى ضَعف مستوى المقاومة (Opena ١٩٩٠).

وقد أمكن نقل صفة المقاومة لفيرس التفاف أوراق البطاطس من النوع *Solanum verrucosum* إلى البطاطس بطريقة دمج البروتوبلازم كهربائيًّا electrofusion؛ حيث أمكن الحصول على ١٢ هجينًا كانت مقاومة للفيرس (Carrasco وآخرون ٢٠٠٠).

كذلك فإن النوع *S. etuberosum* يحمل مقاومة لكل من فيرس التفاف أوراق البطاطس وفيرس واى البطاطس، وفيرس إكس البطاطس ومن الخوخ الأخضر. وقد أمكن

التغلب على عوائق التهجين الجنسى بينه وبين البطاطس بإجراء تهجين جسمى، وهو الذى أمكن عن طريقة نقل صفة المقاومة لفيرس التفاف أوراق البطاطس بعد إجراء ثلاث تلقيحات رجعية إلى البطاطس (Gillen & Novy ٢٠٠٧).

ومن ناحية أخرى أدى التحويل الوراثى لصنف البطاطس May Queen بجين الغلاف البروتينى لفيرس التفاف أوراق البطاطس إلى الحد من تكاثر الفيرس (Kondo ١٩٩٦).

كما أمكن تحويل صنف البطاطس Russet Burbank بجين الغلاف البروتينى لفيرس التفاف أوراق البطاطس؛ مما حدَّ كثيرًا من انتشار الفيرس بين النباتات المحولة وراثيًّا فى الحقل (Thomas وآخرون ١٩٩٧).

كذلك أمكن تحويل نفس صنف البطاطس Russet Burbank وراثيًّا بجين الـ replicase الكامل — غير المعدل — لفيرس التفاف أوراق البطاطس، وإكسابه مقاومة قصوى ضد الفيرس (Thomas وآخرون ٢٠٠٠).

وأدى تحويل صنف البطاطس Late Harvest وراثيًّا بجين الغلاف البروتينى لفيرس التفاف أوراق البطاطس إلى زيادة تحملها للفيرس فى اختبارات الصوبة والحقل (Murray وآخرون ٢٠٠٢).

كذلك ظهرت مقاومة قصوى لسلالتين برازيليتين من فيرس واى البطاطس فى الصنف البرازيلى Achat عندما حُوِّل وراثيًّا بجين الغلاف البروتينى للفيرس (Romano وآخرون ٢٠٠١).

التربية لمقاومة فيرس A البطاطس (PVA)

يعد فيرس A البطاطس سلالة شاذة من فيرس Y البطاطس PVY. ينتقل هذا الفيرس بواسطة المن، ويمكن أن يحدث نقصًا شديدًا فى المحصول؛ خاصة إذا حدثت إصابة — فى نفس الوقت — بفيرس X البطاطس.

وتُحدِث الجينات التى تقاوم السلالات العادية لفيروس Y البطاطس مقاومة — كذلك — لفيرس A. كما يتوفر فى عديد من أصناف البطاطس الجين السائد Na، الذى يتحكم فى حالة فرط حساسية (مناعة حقل) للفيرس. يرتبط هذا الجين — بشدة — بالجين Nx الذى يعطى تأثيرًا مماثلاً بالنسبة لفيرس X البطاطس. ويعد هذا الارتباط مفيدًا للمربى.

وتتوفر مقاومة للإصابة resistance to infection بفيرس A البطاطس، وهى مقاومة كمية على الأغلب. كما أمكن التعرف — كذلك — على مقاومة بفرط الحساسية، ومناعة.

ويتحكم الجينان Na، و Ns فى المقاومة بفرط الحساسية ضد PVA، و PVYC، على التوالى.

ويرتبط الجين Na — الذى يتحكم فى المقاومة بفرط الحساسية لكل سلالات PVA — يرتبط بشدة بالجين N_x الذى يتحكم فى فرط الحساسية لفيرس X البطاطس. وتُعد جميع أصناف البطاطس التى تحمل الجين N_x — مثل Bintje، و Grata، Irish Cobbler، و Katahdin — مقاومة — كذلك — بفرط الحساسية لفيرس A البطاطس. وهذا الارتباط يُفيد كثيرًا عند إجراء الانتخاب للمقاومة فى برامج التربية.

ويتحكم فى المناعة لفيرس A البطاطس جين واحد سائد حُصل عليه من النوع البرى *S. stoloniferum*، وهو يتحكم — كذلك — فى المناعة ضد فيرس Y البطاطس (Opena ١٩٩٠).

كذلك وجد أن المقاومة لفيرس A البطاطس يتحكم فيها جين سائد وآخر متنحٍ، وذلك فى تلقيح ثنائى التضاعف تضمن *Solanum tuberosum* subsp. *andigena* كمصدر للمقاومة. ولقد انعزلت المقاومة بفرط الحساسية لفيرس A البطاطس مع المقاومة القصوى لفيرس Y البطاطس التى يتحكم فيها الجين Ry_{adg} الذى يقع على الكروموسوم XI. ويعنى ذلك إما أن فرط الحساسية لفيرس A البطاطس يتحكم فيها جين سائد

جديد شديد الارتباط بالجين Ry_{adg}، وإما أن الجين الأخير يتحكم فى كلتا المقاومتين ولكن بآليتين مختلفتين. ولقد منعت المقاومة بفرط الحساسية الإصابة الجهازية بفيرس A البطاطس عندما أجريت العدوى ميكانيكيًّا وليس عندما أُجريت بالتطعيم. أما الجين المتنحى — الذى أُعطى الرمز ra — فإنه إما أن يكون مرتبطًا بالجين Ry_{adg} وإما أن يكون آليلى له، وقد منع هذا الجين الانتقال الوعائى لفيرس A البطاطس بصورة كاملة فى النباتات المعدية بالتطعيم (Hämäläinen وآخرون ٢٠٠٠).

التربية لمقاومة فيرس إس البطاطس

ينتقل فيرس إس البطاطس potato virus S ميكانيكيًّا من خلال الجروح، كما تنتقل بعض سلالات الفيرس بالمن كذلك. ويعرف جينان رئيسيان للمقاومة، هما: جين سائد لفرط الحساسية (Ns) حُصِلَ عليه من سلالة Andigena من بوليفيا (السلالة PI 258907)، وجين متنح حُصِلَ عليه من الصنف Saco (عن Opena ١٩٩٠، وTarn وآخرين ١٩٩٢).

التربية لمقاومة فيرس إم البطاطس

يُعد فيرس إم البطاطس potato virus M غير متبق non-persistent، وينتقل بطريق المن. وإلى جانب مقاومة الحقل، فإنه تُعرف — كذلك — مقاومة يتحكم فيها زوجان من الجينات الرئيسية، هما، جين سائد لفرط الحساسية (Nm) حُصِلَ عليه من *S. megistacrolobum*، وجين آخر رئيسى سائد لمقاومة الإصابة (Gm) حُصِلَ عليه من *S. gourlayi* (عن Tarn وآخرين ١٩٩٢).

التربية لمقاومة فيرس V البطاطس

وُجدت المقاومة لفيرس V البطاطس (PVV) فى أربعة أصناف من البطاطس تحمل جينات Ry التى حَصَلت عليه من النوع *S. stoloniferum*، وتتحكم فى المقاومة لكل من فيرس A، وفيرس Y البطاطس. وعند عدوى تلك الأصناف بالتطعيم مع القمة الخضرية لطماطم مصابة بفيرس V البطاطس ظهرت أعراض تحلل فى بعض الأصناف

دون حدوث تفاعل فرط حساسية، بينما كانت أصناف أخرى خالية من الأعراض. ولقد وجد أن المقاومة القصوى لفيرس V البطاطس تنعزل مع الجين Ry_{sto} فى التهجين بين الصنف Barba (وتركيبه الوراثى Ry_{sto}/Ra) والصنف Flourball (وتركيبه الوراثى ry/ra)؛ علمًا بأن الجين Ry_{sto} يتحكم فى المقاومة القصوى لكل من فيرس Y، وفيرس A البطاطس، والجين Ra يتحكم فى المقاومة لفيرس A البطاطس فقط. ولقد استُنتج أن الجين Ry_{sto} إما إنه يتحكم فى المقاومة لكل من فيروسات Y، و A، و V البطاطس، وإما إنه يُمثل عائلة من الجينات شديدة الارتباط يتحكم كل منها فى المقاومة لأحد الفيروسات (Barker ١٩٩٧).

التربية لمقاومة فيرس قمة الممسحة

أدى التحويل الوراثى للبطاطس بجين الغلاف البروتينى لفيرس البطاطس قمة الممسحة mop-top إلى جعل النباتات عالية المقاومة للفيرس (Barker وآخرون ١٩٩٨).

التربية لمقاومة فيرس التفاف أوراق الكوسة

وُجدت مقاومة لانتقال فيرس التفاف أوراق الكوسة فى نسيج اللحاء (تؤخر الحركة الجهازية للفيرس) فى صنف البطاطس بسمارك Bismark (بينما لا يتأثر تراكم الفيرس فيه). كان معدل حركة الفيرس فى بسمارك أقل مما فى صنفى أوميجا Omega واسبونتا Spunta (المقاومين لانتقال الفيرس وتراكمه)، وديلاوير Delaware (غير المقاوم لحركة الفيرس ولكنه مقاوم لتكاثره)، وديزريه Desiree، ورينوفا Renova (غير المقاومين لحركة الفيرس وتكاثره) (Wilson & Jones ١٩٩٢).

التربية لمقاومة فيرس خشخشة التبغ

ينتقل فيرس خشخشة التبغ tobacco rattle virus بواسطة نيماتودا الجذر القصير السميك stubby root nematode (وهى: *Paratrichodorus allius*) مسببة أعراض البقع الحلقية الفلينية corky ringspot. وعندما أُجرى تقييم للمقاومة لهذا العرض تبين أن المقاومة مردها إلى مقاومة النباتات للفيرس وليس للنيماتودا الناقلة له (Brown وآخرون ٢٠٠٠).

التربية لمقاومة فيرويد الدرنة المغزلية

ينتقل فيرويد الدرنة المغزلية potato spindle tuber viroid (اختصارًا: PSTV) عن طريق البذور؛ الأمر الذى يتعين التنبه إليه فى برامج التربية، ويتطلب الأمر الاستعانة بوسائل دقيقة للتعرف على تواجده فى الآباء المستخدمة فى التربية.

وتتباين أصناف البطاطس فى شدة ظهور أعراض الإصابة بالفيرويد وإن لم يمكن التعرف على أصناف مقاومة. وتُعرف عدة سلالات من الفيرويد تؤثر فى مدى شدة أعراض الإصابة.

ولقد أمكن بالتحويل الوراثى جعل الصنف Russet Burbank مقاومًا للفيرويد (عن Tarn وآخرين ١٩٩٢).

مصادر إضافية

لمزيد من التفاصيل حول مواضيع هذا الفصل.. يمكن الرجوع إلى:

Wiersema (١٩٧٢): بخصوص الجهود المبكرة فى التربية للمقاومة للفيروسات فى البطاطس.

Solomon-Blackburn & Barker (٢٠٠١أ): بخصوص استعراض لوراثة لمقاومة لفيروسات X، و Y، و A، و V فى البطاطس.

Solomon-Blackburn & Barker (٢٠٠١ب): بخصوص عرض لجهود التربية التقليدية والجزيئية لمقاومة البطاطس للفيروسات.

Thieme & Thieme (٢٠٠٥): بخصوص جهود التربية لمقاومة الفيروسات.

Huisman وآخرين (١٩٩٢): بخصوص التحويل الوراثى للبطاطس بجين الغلاف البروتينى للفيروسات لإكسابها صفة المقاومة.

Swiezyński (١٩٩٤): بخصوص وراثة المقاومة للفيروسات.

الفصل الثالث عشر

التربية لمقاومة الأمراض النيماتودية

التربية لمقاومة نيماتودا التحوصل

تنتشر نيماتودا البطاطس المتحوصلة Potato cyst nemtodes من نوعى *Globodera rostochiensis*، و *G. pallida* فى أجزاء كثيرة من العالم.

وقد نشأ نوعا نيماتودا التحوصل *Globodera rostochiensis*، و *G. pallida* فى منطقة الإنديز فى أمريكا الجنوبية، حيث نجد *G. pallida* أكثر تواجدا شمال بحيرة Titcaca، بينما نجد *G. rostochiensis* أكثر تواجدا جنوب البحيرة، وقد انتقل كلاهما إلى أوروبا منذ نحو ١٣٠ سنة، وبدأت مشاكل الإصابة بهما فى انجلترا فى حوالى منتصف القرن العشرين.

طريقة التقييم

يُجرى التقييم لمقاومة النيماتودا (نيماتودا تعقد الجذور ونيماتودا التحوصل وغيرهما) إما بالزراعة فى حقل يُعرف بتلوثه الكبير بالنيماتودا، وإما فى الأصص. وفيه تزرع الدرنات — منفردة — فى أصص صغيرة، ويتم عدواها بعد أسبوع من الزراعة بعدة مئات من يرقات النيماتودا. يُحافظ على الأُصص فى حرارة ٢٥ ْم، ثم تُقدر شدة الإصابة بالجذور بعد ٧٥ يومًا (عن Poelham & Sleper ٢٠٠٥).

سلالات النيماتودا ومصادر ووراثة المقاومة

يُصيب نوعان من نيماتودا التحوصل نباتات البطاطس، هما: *Globodera rostochiensis*، و *G. pallida* كما أسلفنا. وتعرف خمس طُرز باثولوجية pathotypes من *G. rostochiensis* (من Ro1 إلى Ro5)، وأربع طُرز على الأقل من *G. pallida*.

ولقد اكتشفت المقاومة لنيماتودا التحوصل فى عدد كبير من أنواع الجنس *Solanum*، وتنتشر معظم تلك الأنواع أساسًا فى الأنديز.

وعُرفت المقاومة للنوع الأول (*M. rostochiensis*) فى الأنواع *S. vernei*، و *S. multidissectum*، و *S. microdontum*، و *S. megistacrobolum*. وقد استعملت مقاومة النوع الثنائى التضاعف *S. vernei* على نطاق واسع فى برامج التربية؛ نظرًا لأنها تقاوم كل سلالات النيماتودا التى اختبرت فى الولايات المتحدة وأوروبا. وقد أدخلت هذه المقاومة فى أنساب عدد من أصناف البطاطس الهولندية والألمانية، إلاّ أن نقل المقاومة منه إلى البطاطس لم يكن أمرًا سهلاً لأنها صفة كمية، كما لا توجد حدود فاصلة بين مختلف التراكيب الوراثية فى استجابتها للعدوى بالنيماتودا، إضافة إلى ضعف خصوبة *S. vernei* وقلة أعداد البذور التى تتكون عند التهجين بينه وبين البطاطس (عن Fassuliotis ١٩٩٠).

أما بالنسبة لمقاومة نوع النيماتودا *G. pallida*.. فقد اختبر Chavez وآخرون (١٩٨٨) ١٠٢٣ سلالة خضرية تمثل سبعة أنواع برية ثنائية المجموعة الكروموسومية من الجنس *Solanum*، إضافة إلى تحت النوع *S. tuberosum* ssp. *tuberosum*. وتبين من هذه الدراسة أن أكثر من ٢٥٪ من السلالات كانت مقاومة لسلالة النيماتودا P_4A، وأن نحو ٣٠٪ منها كانت مقاومة للسلالة P_5A. كما تبين — لدى اختبار أكثر من ٢٢٠٠ بادرة هجين نوعى بين هذه الأنواع والبطاطس المزروعة — أن المقاومة للسلالة P_4A توجد فى أكثر من ٥٠٪ من نسل الهجن مع أى من *S. leptophytes*، أو *S. vernei*، أو *S. gourlayi*، أو *S. capsicibaccatum*. كما وجدت المقاومة للسلالة P_5A فى الأنواع السابقة، وفى النوع *S. sparsipilum*.

وكان Ellenby قد أجرى أول اختبار موسع لتقييم مقاومة النيماتودا *G. rostochiensis* وذلك فى عام ١٩٥٢، وتوصل من دراسته إلى توفر المقاومة فى النوع البرى الثنائى *S. vernei*، وفى خمس سلالات من تحت النوع *S. tuberosum* ssp.

andigena، وقد استخدمت إحداها — وهى السلالة CPC 1673 — بنجاح وعلى نطاق واسع فى برامج التربية للمقاومة، وهى مقاومة يتحكم فيها جين واحد سائد أعطى الرمز H1. وترجع مقاومة هذه السلالة إلى أن يرقات النيماتودا لا يمكنها النمو إلى إناث كاملة؛ الأمر الذى يؤدى إلى نقص أعداد النيماتودا فى التربة.

إن المقاومة لنيماتودا التحوصل من النوع *G. rostechiensis* تتوفر فى كل من الأنواع: *S. tuberosum* ssp. *andigena*، و *S. vernei*، و *S. spegazzinii*، ويوفر الجين السائد H1 للمقاومة – المتوفر فى *S. tuberosum* ssp. *andigena* – مستوى عالٍ من المقاومة للسلالة Ro1 من تلك النيماتودا، وقد استُخدم فى التربية بكثرة وسهولة لأكثر من ٤٠ عامًا، وثبت استمرار فاعليته.

أما المقاومة لنيماتودا التحوصل من النوع *G. pallida* فإنها عديدة الجينات polygenic، وتتوفر فى كل من ssp. *andigena*، و *S. vernei*، ويصعب استخدامها فى التربية نظرًا لوراثتها الكمية، وهى تُكسب النباتات مقاومة للسلالة Pa 2/3 من هذا النوع من النيماتودا. كذلك تتوفر المقاومة للنوع *G. pallida* فى كل من *S. spegazzinii*، و *S. gourlayi*، و *S. oplocense*، و *S. sparipilum*، و *S. multidissectum* (عن Jellis ١٩٩٢).

وقد أُجرى تقييم شمل ١٩٨ سلالة من ٦٣ نوعًا من البطاطس لمقاومة نيماتودا التحوصل *Globodera pallida*، و *G. rostochiensis*، وتبين إنه — من بين السلالات المختبرة — كانت ٥٦ ٪ تحمل مقاومة للنيماتودا *G. pallida*، و ٥٣٪ تحمل مقاومة للنيماتودا *G. rostochiensis*. ويعتقد بأن ١٢ نوعًا من تلك المختبرة والتى وُجدت مقاومة كان اكتشاف مقاومتها لأول مرة (Castelli وآخرون ٢٠٠٣).

ويتحكم فى المقاومة لنيماتودا التحوصل *G. rostochiensis*، و *G. pallida* الجين Grp1، وهو يُكسب النباتات مقاومة رئيسية ضد *G. rostochiensis* ومقاومة جزئية ضد *G. pallida*. يقع هذا الجين على الكروموسوم 5 فى منطقة تحتوى على جينات

مقاومة أخرى ضد فيروسات وفطريات ونيماتودا؛ بما يعنى أن Grp1 قد يكون موقع جينى مركب يحتوى على جينات متعددة منها تلك التى تتحكم فى المقاومة لنيماتودا التحوصل (van der Voort وآخرون ١٩٩٨).

وتتوفر المقاومة للسلالة Pa3 من النيماتودا *Globodera pallida* فى النوع البرى للبطاطس *Solanum tarjense*، وأمكن التعرف عليها بـ QTL رئيسية، هى $GpaxI_{tar}I$، وهى التى تحمل على الذراع الطويل للكروموسوم 11 (Tarn وآخرون ٢٠٠٩).

هذا.. ومن بين ٧٤٩ سلالة من أنواع برية من البطاطس قُيمت لمقاومة نوع نيماتودا التحوصل *G. pallida*، كانت ٧٨ سلالة منها مقاومة، وانتمت للأنواع *S. acaule*، و *S. circaeifolium*، و *S. gourlayi*، و *S. kurtzianum*، و *S. oplocense*، و *S. sparsipilum*، و *S. spegazzinii*، و *S. verni*. كذلك وُجدت مصادر للمقاومة جديدة أو لم تذكر كثيرًا فى الأنواع *S. brevicaule*، و *S. demissum*، و *S. microdontum* (Bachmann-Pfabe وآخرون ٢٠١٩).

وإلى جانب نوعا نيماتودا التحوصل المعروفين *G. rostochiensis*، و *G. pallida*، فقد ظهر نوع ثالث فى ولايتى أوريجون وأيداهو الأمريكيتين، وهو *G. ellingtonae*. وبتقييم ١٣ سلالة تربية و ٩ أصناف من البطاطس للمقاومة، وُجدت مقاومة جزئية أو تامة لكل الأنواع الثلاثة فى خمسة تراكيب وراثية، بينما كانت خمسة أخرى مقاومة أو مقاومة جزئيًّا للنوعين *G. rostochiensis*، و *G. ellingtonae*. ويُستدل من الدراسة على أن الجين H1 الذى يتحكم فى المقاومة لطرازى *G. rostochiensis* الباثالوجيين Ro1، و Ro4 ربما يتحكم – كذلك – فى المقاومة للنوع الجديد *G. ellingtonae* (Whitworth وآخرون ٢٠١٨).

ولقد وجد أن صفة ضراوة نيماتودا التحوصل *Globodera rostochiensis* على جين المقاومة السائد (H1) فى السلالة CPC 1673 من *S. tuberosum* ssp. *andigena* يتحكم فيها جين واحد متنحٍ (Janssen وآخرون ١٩٩١).

وثبت بالدراسة أن *G. pallida* تزداد ضراوتها بإكثارها المتكرر على أصناف البطاطس المقاومة لها (Beniers وآخرون ٢٠١٨).

وأمكن التعرف على اثنتان من الـ QTLs على صلة بالمقاومة لنيماتودا التحوصل *Globodera rostochiensis* (الطراز الباثولوجى Ro1) على الكروموسومين 10، و 11 (Kreike وآخرون ١٩٩٣).

ويمكن تلخيص مصادر جينات المقاومة لنيماتودا التحوصل *G. rostochiensis* التى عرفت حتى عام ١٩٩٤، فيما يلى: (عن Phillips ١٩٩٤):

الجين	المصدر
H1	*S. tuberosum* ssp. *andigena* CPC 1673
عديد الجينات	*S. tuberosum* ssp. *andigena* CPC 2802
H2	S. multidissectum
A (K1), B	S. kurtzianum
Fa, Fb	S. spergazzinii
عديد الجينات	S. vernei

ولخص Kimberly & Douches (٢٠٠١) جينات ومواقع الـ QTLs الخاصة بالمقاومة لمختلف الطرز الباثولوجية للنوع *G. rostochiensis*، فيما يلى:

الجين	الكروموسوم	طراز النيماتودا	مصدر المقاومة
Gro1 Gene Family	VII	Ro1	*S. spegazzinii*
Gro1-4	VII	Ro1	*S. spegazzinii*
Gro1.2 (QTL)	X	Ro1	*S. spegazzinii*
Gro1.3 (QTL)	XI	Ro1	*S. spegazzinii*
Gro1.4 (QTL)	III	Ro1	*S. spegazzinii*
GroVI	V	Ro1	*S. vernei*
H1	V	Ro1, Ro4	*S. tuberosum* ssp. *andigena*

ونبين فى جدول (١٣-١) العوائل المفرقة differential hosts التى تستخدم فى تمييز الطرز الباثولوجية pathotypes لنيماتودا التحوصل *G. rostochiensis*.

جدول (١٣–١): العوائل المفرقة لتمييز الطرز الباثولوجية pathotypes لنيماتودا التحوصل *G.* rostochiensi*s* التي اقترحها Kort وآخرين فى ١٩٧٧ (A)، و Canto–Saenz & de Schurrah فى ١٩٧٧ (B) (عن Phillips ١٩٩٤).

الأنواع والسلالات المفرقة	الطراز الباثولوجي										
	A: Ro1	Ro2	Ro3	Ro4	Ro5	Pa1	Pa2	Pa3			
	B: R1A	R2A	R3A	R1B		P1A	P4A	P5A	P1B	P3A	P2A
S. tuberosum ssp. *tuberosum*	±	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
S. tuberosum ssp. *andigena* CPC 1673	-	+	+	-	+	+	+	+			
S. kurtzianum 60.21.19	-	-	+	+	+	+	+	+	+	-	+
S. vernei GLKS 58.1642/4	-	-	-	+	+	+	+	+	+	+	-
S. vernei 62.33.3	-	-	-	-	+	-	-	+	+	-	-
S. vernei 65.346/19	-	-	-	-	-	+	+	+			
S. multidissectum	+	+	+	+	+	-	+	+	+	-	-

+ : الطراز الباثولوجى virulent، أى قادر على إحداث الإصابة.

–: الطراز الباثولوجى غير قادر على إحداث الإصابة.

جهود التربية للمقاومة

يمكن إجراء اختبار المقاومة لنيماتودا التحوصل اعتمادًا على الشكل المظهرى، وذلك بزراعة الدرنات فى أصص فى الصوبة وعدواها ببيض النيماتودا *G. restochiensis*، وبعد ثمانى أسابيع من الإنبات تقلع النباتات ويُسجل عدد الحوصلات بجذور كل نبات (حيث صفر –٥: مقاوم، و > ٥ قابل للإصابة). ونظرًا لأن هذه الطريقة تتطلب كثيرًا من الوقت والجهد وتعد شديدة التكلفة؛ لذا.. فإن اتباعها يقتصر على الأجيال اللاحقة حينما يُستدل من اختيار الآباء على توفر المقاومة فيها.

وقد أصبح روتينيًّا الآن الاعتماد على QTLs للمقاومة فى الانتخاب لتلك الصفة، وهى التى أمكن التعرف عليها فى أنواع برية من البطاطس. ولقد استخدم الجين H1

من *S. tuberosum* ssp. *andigena* على نطاق واسع منذ اكتشافه فى عام ١٩٥٣، ونجده الآن فى كثير من أصناف البطاطس التجارية المقاومة. هذا فى الوقت الذى تم فيه عمل خريطة كثيفة للموقع الكروموسومى المحيط بالجين H1، مما جعل من الممكن تطوير واسمات لهذا الجين والاستعانة بها – بنجاح – فى إجراء الانتخاب للمقاومة (Kimberly & Douches ٢٠٠١ – Marker-assisted selection for resistance to golden nematode in potato «http:www.extension.org/article/32490»).

إن التربية لمقاومة *G. rostochiensis* تعتمد أساسًا على جينات رئيسية، إلاّ أن جينات ثانوية تحور من المقاومة. ولقد وُجد الجين H1 فى السلالة CPC 1673 من مجموعة Andigena، وهو يتحكم فى مستوى عالٍ جدًّا من المقاومة للطرازين الباثولوجيين Ro1، و Ro4. أُدخِل هذا الجين فى أكثرٍ من ٦٠ صنفًا تزرع فى ألمانيا، كما استُخدم فى مختلف أنحاء العالم فى إنتاج أصناف مقاومة للطراز البيولوجى Ro1. ولا يُكسب الجين H1 النباتات مقاومة للنوع *G. pallida*.

ويوجد جينان رئيسيان على الأقل يتحكمان فى مقاومة الطراز الباثولوجى Ro1 فى هجن *S. vernei*، ويبدو أن أحدهما يماثل الجين H1.

وأمكن التعرف على ثلاث جينات رئيسية للمقاومة فى *S. spegazzinii*، هى: Fa وهو يتحكم فى المقاومة لكل من Ro1، و Ro2 ولكن ليس لـ Ro5، والجين Fb الذى يتحكم فى المقاومة لكل من Ro1، و Ro5، والجين Fc الذى يتحكم فى المقاومة لبعض الطرز الباثولوجية من كلٍ من *G. rostochiensis*، و *G. pallida*.

وعلى الرغم من انتشار المقاومة للنيماتودا *G. rostochiensis* فى أصناف البطاطس بالجينات الرئيسية، فإنه قد ظهرت سلالات جديدة من النيماتودا كانت قادرة على كسر تلك المقاومة.

ونظرًا لأن الجين H1 سائد فإنه يكفى نسخة واحدة منه فى البطاطس (وهى رباعية التضاعف) لتكون مقاومة، إلاّ أن زيادة نسخ هذا الجين فى أى صنف يجعله

اختيارًا مثاليًّا كأب فى أى تهجين عند بدء برامج التربية؛ لأن معظم النسل سيكون مقاومًا، مما لا يستلزم تقييم النسل للمقاومة. ولهذا السبب لُقح الصنفين المقاومين Pentland Javelin، و Maris Piper معًا، وأمكن فى نهاية المطاف الحصول على سلالات تحتوى على ثلاث نسخ من الجين H1.

أما التربية لمقاومة *G. pallida* فإنها كانت صعبة؛ فالمقاومة المتحصل عليها من *S. vernei* لا تُماثل تلك التى يوفرها الجين H1 فى مقاومة *G. rostochiensis*، فلا يوجد فى أنسال هجن *S. vernei* حدود واضحة بين النسل المقاوم والقابل للإصابة. وقد اعتُقِدَ فى بداية الأمر أن تلك المقاومة كمية وأفقية، لكن أُشير إلى أنه يتحكم فيها ثلاثة جينات رئيسية على الأقل.

تتوفر كذلك مقاومة جزئية لنوعى النيماتودا، يمكن أن تتحسن بالانتخاب، كما تُعرف أيضًا خاصية تحمل الإصابة التى تُعد أصعب كهدف للتربية (عن Tarn وآخرين ١٩٩٢).

وبعد فترة من الاعتماد على مقاومة الجين H1 ظهرت سلالة جديدة من *G. pallida* (وهى التى تعرف حاليًّا بالاسم Pa2/3) كانت قادرة على كسر مقاومة الجين H1. وسرعان ما أمكن العثور على مقاومة كمية لنوعى نيماتودا التحوصل فى النوع البرى الثنائى التضاعف *S. vernei* (السلالتان CPC 2487، و CPC 2488). وبعد مضاعفة كروموسومات هاتين السلالتين ليصبحا ٤ س، ثم تلقيحهما مع البطاطس Tuberosum عامى ١٩٥٧، و ١٩٥٨. أمكن بعد عدة أجيال من التربية إنتاج الصنفين المقاومين Morag، و Glenna فى عامى ١٩٨٥، و ١٩٨٧، على التوالى.

وكان قد حُصِلَ على أول مصدر ناجح للمقاومة من سلالة CPC (هى CPC 1673) من Andigena وكانت المقاومة بسيطة وسائدة وأُعطى للجين المتحكم فيها الرمز H1 (نسبة إلى الاسم القديم لهذه النيماتودا، وهو *Heterodera*) وكان فعّالاً ضد ما يعرف حاليًّا بالطرز الباثولوجية Ro1، و Ro4 من *G. rostochiensis*.

وبعد تلقيح بين السلالة CPC 1673 والصنف Kerr's Pink معًا فى ١٩٥٢ فى محطة تابعة للكومنولث فى اسكتلندا.. تطلب الأمر ثلاثة تلقيحات رجعية للبطاطس الأوروبية مع الانتخاب للصفات المرغوب فيها وصفة المقاومة لنيماتودا التحوصل فى تربة موبوءة بالنيماتودا، حيث تم إنتاج الصنف Pentland Javelin المقاوم فى عام ١٩٦٧، وكان قد أُنتج صنف آخر مقاوم فى كامبردج فى العام السابق، وهو Maris Piper. وأعقب ذلك إنتاج الصنف Lady Balfour المقاوم لكل من الندوة المتأخرة ونيماتودا التحوصل، وكذلك أُنتج فى هولندا الصنفين المقاومين لنيماتودا التحوصل Santé، و Nadine اعتمادًا على مقاومة *S. vernei*.

وكان المصدر الثالث الرئيسى الذى استُخدم فى برامج تربية البطاطس الأوروبية المقاومة الكمية للنوع *G. pallida* – وليس للنوع *G. rostochiensis* – التى وجدت فى السلالة الأرجنتينية CPC 2802، وهى التى تعرف بالرمز H3. وقد أفرز برنامج تربية – استمر من عام ١٩٦٩ إلى عام ١٩٩١ اعتمادًا على ذلك المصدر – الصنف المقاوم Eden، وهو الذى استُخدم فى إنتاج الصنف المقاوم الأكثر قبولاً Vales Everest (عن Bradshaw & Ramsey ٢٠٠٥).

تتعقد التربية لمقاومة نيماتودا التحوصل بسبب تواجد عديد من الطُرُز الباثولوجية pathotypes للنيماتودا؛ حيث أمكن تمييز خمسة طُرز من *Globodera rostochiensis* وثلاث من *G. pallida* من خلال التعرف على قدرتها على التكاثر على سلالات خضرية من الجنس *Solanum* تحمل جينات مختلفة للمقاومة.

ولقد وُجدت جينات للمقاومة فى كلٍ من *S. tuberosum* ssp. *andigena* (الجين H1)، و *S. vernei*، و *S. spergazzinii* (الجين Fb).

ويقع الجين السائد H1 على كروموسوم البطاطس 5 ويُكسبها مقاومة جيدة لكل من الطرازين المرضين Ro1، و Ro4 من *G. rostochiensis*، وأمكن إدخاله فى عديد من أصناف البطاطس التجارية. كما أمكن التوصل إلى جين المقاومة Gro1 فى

النوع *S. spergazzinii*، وهو المسئول عن المقاومة للطرز الباثولوجية Ro1 إلى Ro5 من النيماتودا ويقع على الكروموسوم 7.

أما المقاومة للنوع *G. pallida* فهى أصعب فى العمل عليها بسبب طبيعة وراثتها الكمية. وقد أمكن التوصل إلى جينات لمقاومة الطرازين الباثولوجيين Pa1، و Pa2/3 من *G. pallida* فى أنواع من *Solanum* إلاّ إنها كانت كمية.

وأمكن بعد ذلك التعرف على الجين Gpa2 الذى يتحكم فى المقاومة لبعض عشائر *G. pallida*.

ومن بين الأنواع التى يمكن أن تُسهم فى جينات المقاومة للنيماتودا *G. pallida* كلاً من: *S. vernei*، و *S. spegazzinii*، و *S. gourlayi*، و *S. aplocense*، و *S. linguicaule*، و *S. megistacrolobum* (عن Hermanová وآخرين ٢٠٠٧).

ولقد أمكن نقل صفة المقاومة لنيماتودا التحوصل *Globodera pallida* من أنواع برية ثنائية التضاعف مُنتجة لدرنات البطاطس الرباعية التضاعف باستخدام طريقة الـ 4x-2x فى التربية (أى باستخدام الـ first division restitution 2n gametes). وقد نُقلت المقاومة من كل من *Solanum vernei*، و *S. sparsipilum*، ومن النباتات الأحادية من *S. tuberosum* group Andigena (Ortiz وآخرون ١٩٩٧).

وتبين عندما نُقلت قطعة كروموسومية من النوع البرى *Solanum tuberosum* subsp. *andigena* (السلالة CPC 1673) إلى البطاطس أنها تقع على الكروموسوم ١٢ وتحوى عنقودًا من الجينات يتضمن الجينين Gpa2 المسئول عن المقاومة لنيماتودا التحوصل *Globodera pallida* والجين Rx المسئول عن المقاومة لفيرس إكس البطاطس فى ارتباط فيزيائى قوى (Vander Voort وآخرون ١٩٩٩).

وقد أمكن التوصل إلى واسمات MAS لاستخدامها فى تربية البطاطس لمقاومة الطراز الباثولوجى Pa 2/3 من *Globodera pallida* باستخدام جيرمبلازم مُتحصل عليه من السلالة CPC 2802 من *Solanum tuberosum* ssp. *andigena*، وهى

المقاومة التى تتواجد فى عديد من أصناف البطاطس وسلالات التربية (Moloney وآخرون ٢٠١٠).

ويُستخدم المعلم الوراثى TG 689 فى التعرف على الجين H1 الذى يتحكم فى المقاومة لنيماتودا التحوصل *Globodera rostochiensis*، و *Globodera pallida* فى البطاطس. كما أمكن التعرف على مُعلم جزيئى آخر، هو 57R للجين H1 (Schultz وآخرون ٢٠١٢).

هذا.. ولا تتوفر فى الأصناف التجارية من البطاطس مقاومة كافية للطرز الباثولوجية Ro 1 إلى Ro 5 من نيماتودا التحوصل *Globodera rostochiensis*، وللطرز Pa1 إلى Pa 3 من *Globodera pallida*. وقد أمكن باستخدام واسمات الدنا التعرف على عدة جينات للمقاومة (هى: الجين H1 لمقاومة Ro 1 و Ro 4، والجينان Gro1-4، و GroVI لمقاومة Ro1، والجين Grp1_QTL لمقاومة Ro 5 و Pa 2,3 والجينان Gpa 5 و Gpa 6_QTL لمقاومة Pa 2,3). وأظهرت الدراسة أن حوالى ٦٠٪ من السلالات والأصناف المختبرة احتوت على الجين H1، بينما لم تكن أى منها إيجابية للجين Gro1-4. وأظهرت الواسمة TG 432 المرتبطة بـ QTL تتحكم فى المقاومة لـ *G. pallida* نتائج إيجابية فى ٢٤ تركيب وراثى. كذلك أظهرت الدراسة نتائج إيجابية لتواجد جينات أخرى عديدة لمقاومة *G. pallida* (Sudha وآخرون ٢٠١٦).

وكما أسلفنا.. فإن الجين H1 يُكسب نباتات البطاطس مستوى عالٍ من المقاومة للطراز الباثولوجى Ro1 من نيماتودا التحوصل *Globodera rostochiensis*، إلاّ أن التقييم للمقاومة يتطلب وقتًا طويلاً. وقد أمكن التعرف على واسمتين جزيئيتين، هما: 57R، و TG689 استخدمتا فى التعرف على السلالات المقاومة من بين ٣٨ صنفاً تجاريًا، و٣٥٠ سلالة تربية، وذلك بكفاءة قدرها ٩٩,٧٪، و٩٨,٣٪ للواسمتين، على التوالى (Park وآخرون ٢٠١٨).

وبالتحويل الوراثى لصنفى البطاطس Desiree، و Sante بمثبط للـ cysteine proteinase أمكن جعلهما مقاومين للنيماتودا — مثل نيماتودا حوصلات البطاطس *Globodera pallida* — تحت ظروف الحقل (Urwin وآخرون ٢٠٠١).

التربية لمقاومة نيماتودا تعقد الجذور

يقل تواجد المقاومة لنيماتودا تعقد الجذور *Meloidogyne* spp. فى أصناف البطاطس التجارية، لكنها تتوفر فى عديد من الأنواع البرية للجنس *Solanum*. ولقد وُجدت تباينات وراثية كثيرة فى المقاومة للنيماتودا *M. hapla* بين سلالات البطاطس، ووجدت مستويات عالية جدًّا من المقاومة فى عديد من الأنواع البرية (عن Tarn وآخرين ١٩٩٢).

مصادر المقاومة

أُجرى تقييم لأكثر من ٥٠٠٠ نبات ينتمون إلى ٦٤ نوع مكون للدرنات من الجنس *Solanum* لمقاومة نيماتودا تعقد الجذور. قُيِّم كل نبات منها منفردًا لكل من *M. chitwoodi*، و *M. fallax*، و *M. hapla*. ولقد وُجدت المقاومة لكل من *M. chitwoodi*، و *M. fallax* فى كل من *S. bulbocastanum*، و *S. cardiophyllum*، و *S. brachistotrichum*، و *S. fendleri*، و *S. hougasii*. ووُجدت المقاومة للنيماتودا *M. halpa* فى كل من *S. bulbocastanum*، و ١٤ نوعًا آخر (Janssen وآخرون ١٩٩٦).

وكما أسلفنا .. فإن المقاومة لنيماتودا تعقد الجذور *Meloidogyne chitwoodi* (أو نيماتودا تعقد الجذور الكولومبية.. نسبة إلى كولومبيا) تتوفر فى النوع البرى الثنائى التضاعف *S. bulbocastanum* (السلالة SB 22)، وهى المقاومة التى نُقلت بالفعل إلى البطاطس. وفى دراسة موسعة قُيِمت فيها ٤٠ سلالة من تسعة أنواع برية، وجدت مقاومة معتدلة إلى عالية لثلاث عزلات من النيماتودا فى ١٥ سلالة من *S. hougasii*، وفى سلالة واحدة من كل من *S. bulbocastarum*، و *S. stenophyllidium*. وقد تبين أن كل مصادر المقاومةً تلك والمصادر التى وُجدت سابقًا كانت قد نشأت فى ولايتى Jalisco، و Michoacán فى وسط المكسيك (Graebner وآخرون ٢٠١٨).

هذا.. ونقدم فى جدول (١٣-٢) نتائج اختبارات تقييم لأنواع بطاطس منزرعة وبرية لمقاومة أهم أنواع نيماتودا تعقد الجذور.

جدول (١٣-٢): أنواع جنس البطاطس .***Solanum* spp** المنزرعة والبرية المقاومة لمختلف أنواع نيماتودا تعقد الجذور .***Meloidogyne* spp** (عن **Brown & Mojtahedi** ٢٠٠٥)

نوع الجنس ***Solanum***	طريقة التقييم	نوع الجنس ***Meloidogyne***
S. acaule	EM	Mh
S. acaule	RG	Mi
S. acrospicum	RG	Mi
S. ajanhuiri	RG	Mi
S. arnezii	EM	Mh
S. bjugum	RG	Mh, Mj, Mi, Mt
S. boliviense	EM	Mh
S. boliviense	RG	Mi
S. brachistotrichum	EM	Mf
S. brachistotrichum	EM	Mh
S. bulbocastanum	RF	Mc
S. bulbocastanum	EM	Mc, Mf, Mh
S. bulbocastanum	RG	Mi
S. cardiophyllum	EM	Mc, Mh
S. cardiophyllum	RG	Mi
S. chacoense	RG	Mi
S. chacoense	EM	Mc, Mh
S. chacoense	RG	Mi
S. chacoense	RG	Mh, Mj, Mi, Mt
S. commersonii	RG	Mh, Mj, Mi, Mt
S. fendleri	RF	Mc
S. fendleri	EM	Mc
S. fendleri	RG	Mi
S. gandarillasii	RG	Mi
S. gourlayi	EM	Mc, Mh
S. hougasii	RF	Mc
S. hougasii	EM	Mf, Mh
S. lignicaule	RG	Mi

يتبع

تابع جدول (١٣-٢).

نوع الجنس *Meloidigyne*	طريقة التقييم	نوع الجنس *Solanum*
Mh	EM	*S. microdontum*
Mi	RG	*S. achrantum*
Mi	RG	*S. raphanifolium*
Mh, Mj, Mi, Mt	RG	*S. tuiz-lealii*
Mc	RG	*S. schenkii*
Mi	RG	*S. seaforthium*
Ma, Mi, Mj	RG	*S. sparsipilum*
Mf	RG	*S. sparsipilum*
Mi, Ma, Mj	RG	*S. sparsipilum*
Mi	RG	*S. sparsipilum*
Mi	RG	*S. sparsipilum*
Mh	EM	*S. sparsipilum*
Mi	RG	*S. sparsipilum*
Mh	EM	*S. spegazzinii*
Mi	RG	*S. spegazzinii*
Mi	RG	*S. spegazzinii*
Mf	EM	*S. stoloniferum*
Mi	EG	*S. stoloniferum*
Mh	EM	*S. sucrense*
Mh	EM	*S. tarijense*
Mh, Mj, Mi, Mt	RG	*S. tascalense*
Mi	RG	*S. torvum*
Mh, Mj	RG	*S. tuberosum* ssp. *andigena*
Mi	RG	*S. tuberosum* ssp. *andigena*
Mi	RG	*S. tuberosum* ssp. *tuberosum*
Mi	RG	*S. vernei*

RG = Assessment of root galling — تقييم تثألل الجذور

EM= Counting of stained egg masses — عدّ كتل البيض المصبوغة

RF= Extraction and counting of eggs — استخلاص البيض وعدّه

Ma = Meloidogyne arenaria

Mc= *M. chitwoodi*

Mf= *M. fallax*

Mh= *M. hapla*

Mi= *M. incognita*

Mj= *M. javanica*

Mt= *M. thamesii*

وراثة المقاومة

تبين — لدى تلقيح سلالات خضرية مقاومة من *S. sparsipilum* وأخرى قابلة للإصابة من نفس النوع — أن المقاومة لنوع النيماتودا *Meloidigyne arenaria* تورث عن طريق الأم؛ أى سيتوبلازميًّا. كما تبين أن السلالة المقاومة للنيماتودا *M. arenaria* كانت مقاومة — كذلك لكل من نوعى نيماتودا تعقد الجذور *M. incognita*، و *M. javanica* (Gomez وآخرون ١٩٨٣).

ولكن عندما دُرست وراثة المقاومة لكل من *M. chitwoodi*، و *M. fallax*، وُجد أنه يتحكم فيها جين واحد سائد فى كل من *S. fendleri*، و *S. hougassi*، بينما يتحكم فى المقاومة عديد من الجينات ذات التأثير الإضافى فى النوع *S. stoloniferum* (Janssen ١٩٩٧).

وتبين أن جين المقاومة لنيماتودا تعقد الجذور (Rmc1) يقع على الكروموسوم ١١ فى حدود مسافة ٤ سنتى مورجان بين الواسمتين CT182، و M39b، وهو جين لا يوفر مقاومة فقط للنوع *Meloidogyne chitwoodi* وللنوع القريب منه *M. fallax*، ولكن كذلك للنوع البعيد *M. hapla* (van der Voort وآخرون ١٩٩٩).

وقد وجد أن هذا الجين السائد — الذى أُعطى الرمز R_{Mc1} — يتحكم فى المقاومة للسلالة ١ من نيماتودا تعقد الجذور الكولومبية *M. chitwoodi* فى كلٍ من *Solanum bulbocastanum* الثنائى التضاعف (٢ن = ٢ س)، و *S. fendleri* الرباعى التضاعف (٢ن= ٤س)، و *S. hougasii* السداسى التضاعف (٢ن = ٦س)، كما تبين أن الجين الذى وُجد فى *S. bulbocastanum* هو ذاته الذى وُجد فى النوعين الآخرين، ويُعتقد أن *S. bulbocastanum* هو المصدر الأصلى للجينات المفيدة فى الأنواع البرية، ويجب التوجه إليه قبل عمل حصر للصفات فى تلك الأنواع المتضاعفة (Brown وآخرون ٢٠١٤).

التربية للمقاومة

أظهرت بعض الانعزالات من تهجين بين *S. sparsipilum* والبطاطس نباتات كانت مقاومة لنيماتودا تعقد الجذور (وذلك من الأنواع *M. incognita*، و *M. javanica*، و *M. arenaria* وعزلاتها القادرة على كسر مقاومة الجين Mi، ولكن ليس ضد نوع النيماتودا *M. mayaguensis*)، وذلك فى كل من الجيل الأول للتهجين النوعى والجيل الثانى للتلقيح الرجعى. تحمى هذه المقاومة البطاطس من تكوين الثآليل بالجذور والدرنات. وكما فى حالة مقاومة الجين Mi فإن تلك المقاومة تنخفض بارتفاع الحرارة. وتبين من انعزالات الجيل الأول تحكم جين واحد سائد فى هذه المقاومة، أُعطى الرمز Mh. وقد أفرز برنامج التربية ٤٨ تركيبًا وراثيًّا مقاومًا للنيماتودا مع تحملها للحرارة العالية (Berthou وآخرون ٢٠٠٣).

وقد نقلت المقاومة لنيماتودا تعقد الجذور *Meloidigyne chitwoodi* من النوع البرى *Solanum bulbocastanum* إلى البطاطس المزروعة. ويتحكم جين واحد سائد فى المقاومة للسلالة ١ من النيماتودا؛ حيث يقاوم تكاثرها على المجموع الجذرى. وقد اكتشفت سلالة فى جيل التلقيح الرجعى الخامس (هى: PA 99N82-4) قاومت – كذلك – اختراق يرقات النيماتودا للدرنات. ووجد أن تلك المقاومة يتحكم فيها جين واحد سائد – كذلك – يرتبط بالجين $R_{Mc1(blb)}$، الذى يُحمل على الكروموسوم 11. وقد أظهرت الدراسة أن مقاومة الجذور ومقاومة الدرنات للنيماتودا مستلقتان، وقد يتوجدا معًا كما فى السلالة PA99N82-4 (Brown وآخرون ٢٠٠٩، و Brown ٢٠١١).

التربية لمقاومة نيماتودا التقرح

تسبب نيماتودا التقرح *Pratylenchus* spp. تقرحات بجذور البطاطس، ولقد وجدت المقاومة فى بعض الأصناف التجارية، وكذلك فى النوع البرى الثنائى التضاعف *S. sparsipilum* (عن Tarn وآخرين ١٩٩٢).

مصادر إضافية

لمزيد من التفاصيل عن مواضيع هذا الفصل يمكن الرجوع إلى ما يلى:

Starr وآخرون (٢٠٠٢): بخصوص المقاومة للنيماتودا فى النباتات بوجه عام، بما فى ذلك البطاطس.

Bakker (٢٠٠٢): بخصوص وراثة المقاومة لنيماتودا التحوصل.

Phillips (١٩٩٤): بخصوص مصادر ووراثة المقاومة للنيماتودا، خاصة نيماتودا التحوصل.

Brown & Mojtahedi (٢٠٠٥): بخصوص التربية لمقاومة النيماتودا.

الفصل الرابع عشر

التربية لمقاومة الحشرات

مصادر المقاومة

يذكر Flanders وآخرون (١٩٩٢) إنه خلال فترة ٢٥ عامًا سابقة لعام ١٩٩٢ قيمت ١٦٨٦ سلالة تمثل ١٠٠ نوع من الجنس *Solanum* وتحت الجنس Potatoe، وقسم Petota لمقاومة حشرات مِّن الخوخ الأخضر *Myzus persicae*، ومِّن البطاطس *Macrosiphum euphorbiae*، وخنفساء بطاطس كلورادو *Leptinotarsa decemlineata*، وخنفساء البطاطس البرغوثية *Epitrix cucumeris*، ونطاط أوراق البطاطس *Emposaca fabae*.

ولقد تم التعرف على سلالات عالية المقاومة لكل من منِّ الخوخ الأخضر فى ٣٦ نوعًا، ومنِّ البطاطس فى ٢٤ نوعًا، وخنفساء بطاطس كلورادو فى ١٠ أنواع، وخنفساء البطاطس البرغوثية فى ٢٥ نوعًا، ونطاط أوراق البطاطس فى ٣٩ نوعًا.

هذا.. ونُلقى الضوء فى هذا الفصل على مصادر المقاومة لمختلف الآفات الحشرية تحت كل حشرة منها.

الشعيرات الغدية وإفرازاتها وأهميتها فى المقاومة

توفر الشعيرات الغدية glandular trichomes آلية دفاعية فيزيائية — كيميائية فعَّالة ضد عديد من الحشرات ذات الأجسام الصغيرة، مثل نطاطات الأوراق والمن. ويُعد *S. berthaultii* وأنواع بوليفية أخرى مصادر جيدة للشعيرات الغدية. يوجد بهذا النوع طرازين من الشعيرات الغدية، هما طراز A وهو شعيرة غدية قصيرة بها غدة ذات غشاء بأربعة فصوص فى قمتها، وطراز B وهو شعيرة أطول وبسيطة بها غدة بيضية الشكل فى قمتها تنتج — باستمرار — إفرازات لزجة. وإذا ما حطَّت حشرة على النمو الخضرى فإنها تُغلَّف بإفرازات طراز B ولا تستطيع منها فكاكا. وتؤدى محاولتها للتحرر إلى خدش قمة طراز A من الشعيرات؛ مما يجعلها تُنتج كيونون quinone الذى يشمل حركة الحشرة ويوقف نموها ثم تموت.

وتُعد هذه الآلية للمقاومة صفة تُوَّرث كميًّا (عن Tarn وآخرين ١٩٩٢).

وقد بدا أن المقاومة للحشرات صفة بدائية فى البطاطس البرية. وارتبط المحتوى العالى من الجليكوألكالويد توماتين مع المقاومة الحقلية لكل من خنفساء بطاطس كلورادو، ونطاط أوراق البطاطس، لكن باقى الجليكوألكالويدات لم يكن لها علاقة بالمقاومة الحقلية. وارتبطت الشعيرات الكثيفة. بالمقاومة لكل من منِّ الخوخ الأخضر، وخنفساء البطاطس البرغوثية، ونطاط أوراق البطاطس. أما الشعيرات الغدية فإنها ارتبطت بالمقاومة لخنفساء بطاطس كلورادو، وخنفساء البطاطس البرغوثية، ونطاط أوراق البطاطس (عن Flanders وآخرين ١٩٩٢).

وتُسبب إفرازات الغدد المتصلة بالشعيرات الغدية فى عديد من أنواع البطاطس البرية شللاً لحركة عديد من الآفات الحشرية، منها ما يلى:

Myzus persicae
Macrosiphum euphorbiae
Leptinotarsa decemlineata
Epitrix harilana rubia
Tetranychus urticae
Empoasca faba
Epitrix cucumeris

كذلك يرتبط محتوى الجليكوألكالويدات فى النموات الخضرية لبعض أنواع الجنس *Solanum* والتى تكون درنات بالمقاومة لكل من:

Empoasca faba
Leptinotarsa decemlineata

إن بعض الأنواع البرية من الجنس *Solanum* تحمل شعيرات غدية كثيفة تُكسبها صفة المقاومة للحشرات الصغيرة مثل المن ونطاطات الأوراق. ومن الأنواع التى توجد فيها تلك الشعيرات بكثافة عالية كلاً من: *S. berthaultii*، و *S. polyadenium*، و *S.*

tarijense. وقد نُقلت تلك الصفة من *S. berthaultii* إلى البطاطس فى سلالة التربية NYL235-4 (عن Grafius & Douches ٢٠٠٨).

ولقد تأكد أن لمحتوى نبات البطاطس من الجليكوألكالويدات الكلية تأثيرات ضارة على سلوك وتطور خنفساء كلورادو ونطاط أوراق البطاطس، ولكن الجليكوألكالويدات لا تلعب دورًا فى مقاومة المن. وقد ركَّزت جهود التربية المبكرة لمقاومة الحشرات على محتوى الجليكوألكالويدات الكلى بالنمو الخضرى، لكن يُعاب على هذا الاتجاه وجود ارتباط قوى بين محتوى الجليكوألكالويدات الكلى فى النمو الخضرى وفى الدرنات. وعلى الرغم من احتمال تواجد سلالات برية يكون محتواها من الجليكوألكالويدات الكلية عاليًا فى النمو الخضرى ومنخفضًا فى الدرنات، فقد توقفت التربية فى هذا الاتجاه، واتجهت نحو المقاومة المعتمدة على جليكوألكالويدات معينة فى النمو الخضرى. ويسمح هذا الاتجاه بخفض محتوى الجليكوألكالويدات الكلى مع المحافظة على مستوى المقاومة أو ربما زيادتها (عن Tarn وآخرين ١٩٩٢).

تُنتج البطاطس المزروعة مركبات جليكوألكالويدية glycoalkaloids بصورة طبيعية، وهى التى تُنَفِّر الحشرات من التغذية، وتعد المستويات العالية من الجليكوألكالويدات عوامل مفيدة فى مكافحة الحشرات، إلاّ إنها تُكسِب البطاطس طعمًا مرًّا، وفى تركيزاتها العالية تُحدث غثيان وتقيؤ فى الثدييات، كما أنها تُعد مثبطة للكولين إستِريز choline esterase. وحديثًا. أنتجت جامعة ولاية نورث داكوتا الصنف Dakota Dimond المقاوم للحشرات بسبب محتواه العالى من الجليكوألكالويدات.

تتوزع معظم الجليكوألكالويدات فى مختلف أجزاء النبات. ويمكن لتركيز الجليكوألكالويدات أن يتأثر بقوة الضوء؛ الأمر الذى يفسر لماذا تتواجد تلك المركبات بتركيزات أعلى فى الأجزاء الهوائية (الأوراق والسيقان والبراعم) عما فى الدرنات.

وأكثر الجليكوألكالويدات شيوعًا كلاًّ من الألفاشاكونين $\propto$-chaconine، والألفاسولانين $\propto$-solanine، وهما يُشكلان معًا نحو ٩٥٪ من الجليوألكالويدات الكلية فى البطاطس.

ويصنف المركبان كجليكوألكالويدات استيرودية steroidal glycoalkaloids،وقد عُزِل المركبان من أكثر من ٣٥٠ نوعًا نباتيًّا، وهى تتواجد بصورة طبيعية فى عديد من الأنواع الباذنجانية المأكولة وغير المأكولة.

تُقدر الجرعة القاتلة من الجليكوألكالويدات للإنسان بنحو ٤٢٠ مجم؛ ولذا وُضع حدًّا أقصى لتركيزها فى الأصناف الجديدة قدره ٢٠ مجم/١٠٠ جم من النسيج الطازج.

وينتج النوع *S. chacoense* مركبات جليكوألكالويدية مرة تُعرف باسم leptines لا تظهر إلاّ فى النمو الخضرى لهذا النوع، وهى تُعد نظائر acetylated للـ steroid glycoalkaloids سولانين وشاكونين. وبنقل صفة تمثيل اللبتينات للبطاطس التجارية فإن نمواتها الخضرية تُصبح مقاومة للحشرات دون أن تكون هناك مخاطرة باحتواء الدرنات عليها لأنها لا تتواجد إلاّ فى النموات الخضرية (عن Grafius & Douches ٢٠٠٨).

التربية لمقاومة المن

ينقل المن — خاصة *Macrosiphum euphorbiae*، و *Aulacorthum solani* — فيرس التفاف أوراق البطاطس وعديد من الفيروسات غير المتبقية، والتى يُعد PVY أهمها. هذا.. إضافة إلى ما يُحدثه المن من أضرار مباشرة.

ويوجد وجهتا نظر بالنسبة للمقاومة للمن فى محصول البطاطس، هما: ضعف تغذية الحشرة وانتشارها مع ضعف نقل الفيرس إلى النباتات السليمة، ووجهة النظر الأخرى هى أن زيادة المقاومة للمن تؤدى إلى زيادة حركته بين النباتات فى الحقل بحثًا عن الغذاء؛ مما يزيد من فرصة انتشار الفيرس. ويبدو أن التربية لمقاومة حشرة المن ليست فعَّالة فى مقاومة فيرس التفاف أوراق البطاطس مثل فاعلية التربية لمقاومة الفيرس ذاته (عن Tarn وآخرين ١٩٩٢).

تُجرى اختبارات المقاومة للمن فى الحقل أو فى البيوت المحمية على النباتات الكاملة، كما يمكن إجراؤها على الأوراق فى المختبر.

مصادر المقاومة

تم تقييم ٤٩ صنفًا تجاريًّا من البطاطس لمقاومة كل من منّ الخوخ الأخضر *Myzus persicae*، ومنّ البطاطس *Macrosiphum euphorbiae*، ووجدت اختلافات كبيرة بين الأصناف فى مقاومتها لكل نوع من المن، لكن الارتباط بين تلك المقاومات لم يكن جوهريًّا. وبالنسبة للمقاومة لمن الخوخ الأخضر لم يتغير عدد أفراد المن لمدة ٢٠ يومًا على الصنف المقاوم Russet Norkotah، فى الوقت الذى ازداد فيه عدد الأفراد خلال نفس المدة لأكثر من ٥٤٠٠٠ على الصنف القابل للإصابة Red La Soda (Davis وآخرون ٢٠٠٧).

ووُجدت المقاومة لنوعى المن *Macrosiphum euphorbiae*، و *Myzus persicae* فى السلالة PI 243340 من *Solanum chomatophilum*، كما وجدت المقاومة للنوع *M. euphorbiae* فى السلالة PI 365324 وللنوع *M. persicae* فى السلالة PI 310990 من النوع البرى (Pompon وآخرون ٢٠١٠).

وكانت أكثر أنواع الجنس *Solanum* مقاومة لحشرة منِّ الخوخ الأخضر *Myzus persicae* كلاًّ من: *S. trifidum*، و *S. palustre*، ولم تكن مقاومتهما معتمدة على تواجد الشعيرات الغدية (Askarianzadeh & Birch ٢٠١٣).

وراثة المقاومة

تبين من الاختبارات المعملية أن المقاومة لنوعى المن *Myzus persicae*، و *Macrosiphum euphorbiae* — التى وُجد أنها تتوفر فى بعض الأنواع البرية من الجنس *Solanum* — كانت سائدة جزئيًا، وتتراوح درجة توريثها — فى الأنواع الثنائية والرباعية — من ٥٠٪ إلى ٦٠٪ (Radecliffe & Lauer ١٩٦٦).

وقد دُرست وراثة كثافة الشعيرات الغدية A، و B — المسئولة عن مقاومة منِّ الخوخ الأخضر — فى أنواع ثنائية من الجنس *Solanum*، وتبين أن درجة توريثهما وكذلك درجة توريث نشاط الـ PPO كانت من متوسطة إلى عالية (٠,٤٨–٠,٧٧)، إلاّ أن درجة توريثها على النطاق الضيق كانت شديدة الانخفاض (٠,٤–٠,٢٤) (Vallejo وآخرون ١٩٩٤أ).

وفى العشيرة الثنائية التضاعف للتلقيح الرجعى للتلقيح: *S. phureja-S. stenototum* بلغت درجة التوريث على النطاق الضيق ٠,٥٩، و ٠,٤١ لكثافة الشعيرات الغدية A، و B، على التوالى. ووُجد بعض الارتباط بين كثافة الشعيرات الغدية A، و B وبين نشاط البولى فينول أوكسيديز. ونظرًا للانخفاض الشديد للتباين الإضافى الذى لوحظ فى هذه الدراسة، فإن الانتخاب فى برامج التربية لتحسين تلك الصفات يجب أن يُبنى على اختبار النسل (Vallejo وآخرون ١٩٩٤ب).

طبيعة المقاومة

تبين أن المقاومة لنوعى المن *M. persicae*، و *M. euphorbiae* فى أنواع البطاطس *S. polyadenium*، و *S. tarijense*، و *S. berthaultii* ترتبط بوجود الشعيرات الغدية على أوراق وسيقان النباتات؛ فعندما يتحرك المن على سطح الأوراق.. تجرح الجدر الخلوية للشعيرات الغدية، ويخرج منها سائل لزج، يلتصق بأرجل الحشرة، ويشل حركتها إلى أن تموت جوعًا. كما وجد أن الأوراق المسنة لهذه الأنواع شديدة القابلية للإصابة؛ وربما كان ذلك بسبب قلة شعيراتها الغدية، ونقص إفرازاتها. ويذكر أن هذه المقاومة عامة ضد كل أنواع وسلالات المن، وأنها تفيد — لو نقلت إلى البطاطس — فى مقاومة كل من المن والفيروسات التى ينقلها المن (عن RusseII ١٩٧٨).

ولقد تبين أن وجود الشعيرات الغدية يقلل من تكاثر المن *M. persicae*، وسبره الأوراق للتغذية، واكتسابه لفيرس PVY. وعندما دُرس تأثير الشعيرات الغدية فى *S. berthaultii* على انتشار فيروسى PVY، و PLRV فى الحقل، لم يكن لأى من طرازى الشعيرات A أو B أى تأثير على انتشار PVY، لكن انتشار PLRV انخفض جوهريًّا بطراز B. ويبدو أن صفة الشعيرات الغدية بهذا النوع تبدو مبشرة للاستفادة منها فى المقاومة (عن Tarn وآخرين ١٩٩٤).

التربية لمقاومة التربس

وجدت المقاومة لنوع التربس *Thrips palmi* فى خمسة أنواع من الجنس *Solanum*، هى: *S. viarum*، و *S. sisymbrifolium*، و *S. nigrum*، و *S. chacoense*، و *S. demissum* (Matsui وآخرون ١٩٩٥).

التربية لمقاومة فراشة درنات البطاطس

مصادر المقاومة

تُسبب فراشة درنات البطاطس *Phthorimaea opercullea* أضرارًا كبيرة بكل من أوراق وسيقان وأعناق أوراق البطاطس ودرناتها فى كل من الحقل والمخازن.

وبتقييم عدد كبير من سلالات البطاطس — التى لم يسبق تقييمها لهذه الآفة — والتى تحتفظ بها محطة الجيرمبلازم بشمال غرب الولايات المتحدة.. لم يلاحظ سوى عدد قليل من أنفاق الحشرة بالدرنات فى كل من السلالات: AC 97521-1R/Y، و Q174-2، و Rubi، و Yuguima، و Paciencia، و TM-3، و KWPTM24، و CIP780660، كما لم يلاحظ سوى عدد قليل من يرقات الحشرة بالدرنات فى كل من السلالات: A97287-6، و PA00N10-5، و AC97521-1R/Y، و Q174-2، و PA04LNC2-1، و TM-3، و PA04LNC4-1، و CIP780660 (Randon وآخرون ٢٠١٣).

وراثة المقاومة

أُجرى ١٦ تهجينًا بين سلالات ثنائية التضاعف، وحُصِل على ١٦ عائلة ثنائية التضاعف، تبين من دراستها ما يلى:

١- وجدت مقاومة بسيطة نسبيًّا لفراشة درنات البطاطس اشتقت من *S. sparsipilum*.

٢- أمكن نقل مقاومة النوع البرى كاملة لعشيرة ثنائية التضاعف، وذلك اعتمادًا على انتخاب الشكل المظهرى البسيط.

٣- ظهرت دلائل قوية على وجود تأثيرات متباينة فى التلقيحات العكسية، إلاّ إن سيتوبلازم النوع البرى لم يكن ضروريًّا للتعبير عن مقاومة الجينات النووية (Ortiz وآخرون ١٩٩٠).

طبيعة المقاومة

وُجدت مقاومة بالتضادية الحيوية لتغذية وبقاء يرقات فراشة درنات البطاطس فى سلالات من النوعين *S. sparsipilum*، و *S. pinnatisectum*، ومقاومة بالسمية antixenosis فى الأجزاء الهوائية والأرضية من النبات. وتحت ظروف الحقل لم تُظهر التراكيب الوراثية ذات الشعيرات الغدية بالأجزاء الهوائية من النبات مستوى الـ antixenosis المتوقع ضد تغذية اليرقات (Arnone وآخرون ١٩٩٨).

وقد تأكد لاحقًا إنه يتحكم فى المقاومة لفراشة درنات البطاطس *Phthorimaea operculella* كل من التضادية الحيوية antibiosis والسمية antixenosis (Ortix وآخرون ١٩٩٠).

كذلك وُجد أن الشعيرات الغدية التى توجد فى نباتات النوع *S. berthaultii* وهجنها مع البطاطس تُعيق حشرة فراشة درنات البطاطس من وضع بيضها ونموها (Malakar & Tingey ٢٠٠٠).

وتبين وجود ارتباط سالب بين صلابة درنات البطاطس وبقاء يرقات فراشة درنات البطاطس *P. operculella* حية (r2 = ٠,٨٧)، وأدت صلابة اللب إلى تأخير اختراق الدرنات وضعف تطفلها. وقد أظهرت السلالة 377082-2 والصنفان Khavaran، و Morene تفوقًا على الأصناف الأخرى المقيمة فى تلك الصفة (Mansouri وآخرون ٢٠١٣).

التحويل الوراثى للمقاومة

أُجرى تحويل وراثى لكل من صنف البطاطس Lemhi Russet والسلالة الخضرية USDA8380-1 الغنية باللبتين leptine فى الأوراق، والسلالة L235-4 ذات الأوراق الغُدية.. أُجرى لها تحويل وراثى بجين البروتين CryV-Bt من *B. thuringensis*. وقد وفر التحويل الوراثى مع المقاومة الطبيعية مقاومة ليرقات فراشة درنات البطاطس بلغت ٩٦٪، مقارنة بمقاومة بلغت ٣٪، و٥٤٪ فى السلالتين غير المحولتين وراثيًّا، على التوالى (Douches وآخرون ١٩٩٨).

وبمقارنة المقاومة الطبيعية فى الصنف Lemhi Russet وتلك التى مردها إلى لبتينات الأوراق leaf leptines (كما فى سلالة USDA8380-1) أو إلى الشعيرات الغدية (كما فى L235-4)، مع المقاومة المهندسة وراثيًّا التى مردها إلى الجين CryV-Bt من نفس هذا الصنف والسلالتين لحشرة فراشة درنات البطاطس *Phthorimaea operculella*.. وجد أن نباتات السلالة L235-4 والصنف Lemhi Russet غير المحولين وراثيًّا كانت قابلة للإصابة بالحشرة، بينما ماتت ٥٤٪ من يرقات الانسلاخ الأول عندما غذيت على أوراق السلالة USDA8380-1 غير المحولة وراثيًّا. هذا.. بينما ماتت ٩٦٪ من يرقات الحشرة عندما غذيت على أوراق النباتات المحولة وراثيًّا من كل من الصنف والسلالتين (Westedt وآخرون ١٩٩٨).

كذلك أمكن تحويل صنفى البطاطس Ilam Hardy، و Iwa بجين البروتين cry1Ac9 من *B. thuringensis*، وتبين أن محتوى جميع السلالات التى حُوِّلت وراثيًّا من البروتين كان أقل من ٦٠ نانوجرام/جم من نسيج الورقة الطازج. وقد اختبرت سلالة محولة وراثيًّا من كل صنف كانت صفاتها مماثلة للصنف الأصلى فى المظهر والمحصول، إضافة إلى مقاومتها العالية لفراشة درنات البطاطس *Phthorimaea operculella* (Davidson وآخرون ٢٠٠٢).

وأمكن تحويل صنف البطاطس spunta بالجين Bt-cry5 (وهو ذاته المسمى الجديد cry1IaI) من *Bacillus thuringiensis* السام — خاصة — لكل من حرشفيات الأجنحة وغمدية الأجنحة، وحُصِلَ على سلالتين، هما: G2،و G3 كان لهما تأثيرًا قاتلاً قويًّا على يرقات الإنسلاخ الأول من فراشة درنات البطاطس *Phthorimaea operculella* فى اختبار الأوراق المفصولة (٨٠٪ — ٨٣٪موت)، واختبار الدرنات المعملى (١٠٠٪ موت)، والاختبارات الحقلية فى مصر (٩٩٪ — ١٠٠٪ درنات غير متأثرة). كذلك لوحظ انخفاض فى تغذية يرقات الانسلاخ الأول من خنفساء كلورادو *Leptinotarsa decemlineata* فى اختبار الأوراق المفصولة (٨٠٪ — ٩٠٪ انخفاض). وأوضحت الدراسات الحقلية فى الولايات المتحدة تماثل الصفات البستانية للسلالتين المحولتين وراثيًّا مع صفات الصنف الأصلى Spunta (Douches وآخرون ٢٠٠٢).

ولقد أمكن التعبير عن الجين cry1Ac (المسئول عن إنتاج السُم الحشرى Bt) فى كل من صنف البطاطس Spunta القابل للإصابة بحشرة فراشة درنات البطاطس، والسلالة ND5873-15 متوسطة المقاومة للحشرة (والعالية المحتوى من الجليكوألكالويدات glycoalkaloids)، وهى التى استمدت مقاومتها من النوع البرى *S. chacoense*. وقد كانت النباتات المحولة وراثية بالجين cry1Ac فعالة فى مكافحة اليرقات الصغيرة فى كل من اختبارى الأوراق المفصولة (حتى ٩٧٪ موت) والدرنات (حتى ٩٩٪ موت)، وتساوت فى هذا الأمر نباتات كل من الصنف Spunta والسلالة ND5873-15 المحولة وراثيًّا؛ بما يفيد أن التحويل الوراثى بالجين cry1AC كفيل — وحدة — بتحقيق مقاومة جيدة للحشرة (Estrada وآخرون ٢٠٠٧).

وفى دراسة أخرى أمكن تحويل صنف البطاطس Spunta بالجين cry1Ia1 لمقاومة فراشة درنات البطاطس *P. operculella*، وأطلق عليه بعد التحويل اسم Spunta G2، وفيه يُعبَّر عن البروتين Cry1Ia1 بتركيز ٢,٢٤ ميكروجرام/جم وزن طازج فى الأوراق، و ٠,١٢ ميكروجرام/جم وزن طازج فى الدرنات (Zarka وآخرون ٢٠١٠). وقد وُجد أنه يعطى مكافحة كاملة لفراشة درنات البطاطس فى كل من الحقل والمخزن، ولم يكن مختلفًا جوهريًّا عن الصنف Spunta فى أى من صفاته الأخرى (Douches وآخرون ٢٠١٠أ، و٢٠١٠ب).

كما وُجد أن البروتين Cry1Ia1 الذى يوجد بتلك السلالة لا يشكل أى خطر على صحة الإنسان (Quemada وآخرون ٢٠١٠).

كذلك أمكن تحويل البطاطس وراثيًّا بالجين cry1Ab وجعلها مقاومة لفراشة درنات البطاطس *P. opercullela* (Kumar وآخرون ٢٠١٠).

وبالهندسة الوراثية.. أمكن مقاومة البطاطس لفراشة درنات البطاطس *P. operculella* بالتحويل الوراثى للسلالات التى تحتوى على مقاومة طبيعية من الأنواع البرية.. تحويلها بالجين المسئول عن إنتاج مركب الأفيدين avidin. والأفيدين عبارة عن بروتين طبيعى يوجد فى بياض بيض الدجاج، وله خصائص المبيد الحشرى ضد

عدد من حرشفيات الأجنحة والخنافس coleopteran. ففى تلك الحشرات يُعد البيوتين biotin عاملاً مساعدًا فى عمليات الـ carboxylases التى تلزم لكثير من العمليات الهامة، مثل الـ lipogenesis، والـ glyconeogensis، وهدم الأحماض الدهنية والأحماض الأمينية. وبدون البيوتين يتوقف بشدة نمو الحشرة؛ مما يؤدى إلى موتها ويعمل الأفيدين على ربط وخلب البيوتين؛ مما يحد من توفره أثناء نمو وتطور الحشرة. ولقد أوضحت دراسات مختلفة أن الأفيدين فعَّال فى مكافحة فراشة درنات البطاطس. وتتوفر المقاومة الطبيعية للحشرة فى النوع البرى *S. chacoense*، وهى المقاومة التى استُخدمت فى إنتاج سلالة البطاطس المقاومة ND5873-15 بطرق التربية الكلاسيكية. وقد أُدخل الجين المسئول عن إنتاج الأفيدين — بطرق الهندسة الوراثية — فى هذه السلالة، وكذلك فى السلالة MSE149-5Y القابلة للإصابة بالحشرة. وبينما لم تختلف نسبة موت يرقات الحشرة بين معاملات التغذية على السلالة القابلة للإصابة الأصلية وتلك المحولة وراثيًّا بجين الأفيدين والسلالة المقاومة طبيعيًّا الأصلية، فإن معدل الموت كان أعلى جوهريًّا (٩٨٪) فى اليرقات التى غذيت على السلالة التى جمعت بين مقاومة *S. chacoense* والتحويل الوراثى بجين الإفيدين عما كان عليه معدل الموت على السلالة القابلة للإصابة (Cooper وآخرون ٢٠٠٩).

التربية لمقاومة خنفساء كلورادو

مصادر وطبيعة المقاومة

وجد مستوى عالٍ من المقاومة لخنفساء كلورادو *Leptinotarsa decemlineata* فى ثلاثة أنواع قُيمت من الجنس *Solanum*، هى: *S. okadae* (السلالة PI 458367)، و *S. oplocense* (السلالة PI 473368)، و *S. tarijense* (PI 414150) (Pelletier وآخرون ٢٠٠١).

وقد أثرت نباتات النوعين *S. okadae*، و *S. oplocense* فى قبول الخنفساء التغذية عليها واستهلاكها، ولكن بدا أن مرد ذلك كان لوجود مركبات مضادة للتغذية

مختلفة بين النوعين؛ نظرًا لأن تفاعل واستجابة الخنفساء اختلفت بين النوعين. أما النوع *S. tarjense* فقد أثر غالبًا فى قدرة الأفراد البالغة على تكوين المستعمرات ووضع البيض (Pelletier وآخرون ٢٠٠١).

واستُخدِمَ نوعان بريان كمصدر لمقاومة خنفساء كلورادو، وهما: *S. chacoense*، و *S. berthaultii*. ترجع مقاومة النوع *S. chacoense* إلى محتواه العالى من الجليكوألكالويدات اللبتينية leptine glycoalkaloids، وهى التى تحد من تغذية الحشرة البالغة وتزيد من معدل موتها. أما النوع *S. berthaultii* فإنه يحمل عديدًا من آليات المقاومة التى تعمل متكاملة. ويُعد هذا النوع مصدرًا لطرازى الشعيرات A، و B بالأوراق والسيقان، وهى التى تعيق تغذية الحشرة وتؤثر فى فسيولوجى الهضم بها. يتحكم فى آليات المقاومة جينات مختلفة يتعين نقلها جميعًا إلى البطاطس ليمكن الاستفادة منها فى المقاومة، إلا أن ذلك يترتب عليه انتقال جينات أخرى غير مرغوب فيها يكون لها تأثيرات سلبية على المحصول ومظهر الدرنات والتبكير.

ولقد وجدت مستويات مختلفة من المقاومة بالـ antixenosis والـ antibiosis فى كل من: *S. berthaultii*، و *S. capsicibaccatum*، و *S. pinnatisectum*، و *S. trifidum* (عن Hermanová وآخرين ٢٠٠٧).

إن المقاومة لخنفساء كلورادو *L. decemlineata* تتوفر فى نوع البطاطس البرى *Solanum chacoense* كما أسلفنا، وهى الصفة التى نُقلت إلى البطاطس الرباعية المزروعة فى السلالة ND 4382-19 العالية المقاومة، والتى تحتوى على مستوى متوسط من اللبتينات leptines. وقد أمكن التعرف على QTL تقع على الطرف البعيد للكروموسوم رقم 2 قريبة من الجين lep. ويُستدل من تفاصيل أخرى فى هذه الدراسة احتمال وجود مركبات أخرى غير الـ leptine (هى: leptinidine، و acetylleptinidine، و solasodine) يمكن أن تُسهم فى المقاومة لحشرة خنفساء كلورادو (Sagredo وآخرون ٢٠٠٩).

كذلك يحمل النوع *S. oplocens* مقاومة لخنفساء كلورادو *L. decemlineta*، وهى المقاومة التى أمكن نقلها إلى البطاطس بالتهجين والتهجين الرجعى.

ولقد وجدت خمسة مركبات ذات علاقة بالمقاومة للحشرة، تضمنت اثنان من الجليكوألكالويدات التى عُرفت سابقًا بعلاقتها بالمقاومة والقابلية للإصابة بالحشرة، على التوالى، وهما: dehydrocommersonine، و solanine. وقد ارتبطت المقاومة بالتغير فى مكونات الجليكوألكالويدات إلى نسبة أعلى من الـ dehydrocommersonine إلى الـ solanine (Tai وآخرون ٢٠١٥).

التربية للمقاومة

بالتهجين والانتخاب

نظرًا لعدم توفر المقاومة لخنفساء بطاطس كلورادو فى البطاطس *S. tuberosum*، فقد اتجهت الجهود نحو الأنواع البرية من الجنس *Solanum*، حيث نقلت بالفعل المقاومة للحشرة من النوع البرى *S. berthaultii*. ويبدو أن الحشرة قادرة على التأقلم السريع على مقاومة *S. berthaultii* (عن Tarn وآخرين ١٩٩٢).

وقد وُجدت صفة المقاومة لخنفساء كلورادو *L. decemlineata* فى سلالة أُنتُخبت من تلقيح بين النوع *Solanum fendleri* subsp. *fendleri* والسلالة المنتخبة ND1215-1. وقد أُعطيت السلالة المقاومة الاسم الكودى ND2858-1 (Loernzen & Balbyshev ١٩٩٧).

إن أوراق النوع البرى الثنائى التضاعف *Solanum chacoense* تحد من تغذية يرقات خنفساء كلورادو *L. decemlineata*. وقد أمكن إنتاج عددًا من هجن الجيل الأول بين هذا النوع والنوع المزروع *S. phureja*، ووُجد أن أوراق جميع الهجن احتوت على لبتينات leptines، ولكن تراوحت مستوياتها من ١١٧ إلى ٨٠٢ مجم/جم وزن جاف من أجليكون اللبتين leptine aglycon، وبدا أن بعض الهجن تحول السولانين (وهو ألفاشاكونين) إلى leptinine، و leptine. وقد وُجد أن حدًّا أدنى من اللبتين قدره ٣٠٠ مجم/١٠٠جم وزن طازج من الأوراق كان ضروريًّا لخفض تغذية يرقات الحشرة بنحو ٥٠٪، بينما لم تكن التركيزات الأقل من ذلك مؤثرة على تغذيتها (Rangarajan وآخرون ٢٠٠٠).

كذلك أمكن بالتهجين والانتخاب إنتاج سلالات من البطاطس تحمل درجة جوهرية من المقاومة الأفقية لخنفساء كلورادو (Fisher وآخرون ٢٠٠٢).

بالهجن الجسمية

أمكن إجراء تهجينات جسمية بين أنواع ثنائية التضاعف من الجنس *Solanum*، تضمنت تهجينات بين سلالة غنية بالـ leptine glycoalkaloids وأربع سلالات تُنتج شعيرات غدية، وكانت بعض هذه الهجن مقاومة لتغذية اليرقات بدرجة أكبر من كلا الأبوين (Jansky وآخرون ١٩٩٩).

بالتحويل الوراثى

يُعد الجمع بين التركيز العالى من لبتينات النمو الخضرى مع التحويل الوراثى بأى من Bt-cry3A أو Bt-cry5 وسيلة فعالة لمقاومة خنفساء كلورادو (Douches وآخرون ٢٠٠١).

وقد أُجرى تحويل وراثى بالجين cry3A من *B. thuringenis* لثلاثة أصناف وسلالات من البطاطس، هى: Yukon Gold (وهو صنف قابل للإصابة بالحشرة)، والسلالة USDA8380-1 (وهى تحتوى على جليكوألكالويدات اللبتين leptine)، والسلالة NYL235-4، (وهى ذات شعيرات غدية كثيفة). أظهر اختبار التغذية على الأوراق المفصولة أن السلالات المحولية وراثيًّا بالجين cry3A انخفضت فيها جوهريًّا تغذية الحشرة. وبينما تراوحت شدة فقد الأوراق defoliation بين ٣٢,٥ ٪ للصنف Yukon Gold غير المحول وراثيًّا، و ٣,٠٪ للسلالة الغنية باللبتين غير المحولة وراثيًّا، و٣٢,٩٪ للسلالة الغنية بالشعيرات الغدية غير المحولة وراثيًّا، فإن متوسط فقد الأوراق لجميع السلالات التى حُوِّلت وراثيًّا تراوحت بين ٠,١٪، و١,٩٪. ويستفاد من ذلك أهمية الجمع بين التحول الوراثى وعوامل المقاومة الطبيعية (Coombs وآخرون ٢٠٠٢).

وتبين أن أى من التحويل الوراثى بالجين Bt-cry3A، أو المحتوى المرتفع من اللبتين leptine، أو المحتوى المرتفع من الجليكوألكالويدات glycoalkaloids تُعد وسائل فعالة لمقاومة خنفساء كلورادو (Coombs وآخرون ٢٠٠٣).

وعندما قُورنت تغذية خنفساء كلورادو *L. decemilineata* على أربعة تراكيب وراثية، هى: البطاطس المنزرعة القابلة للإصابة، وسلالة من *Solanum chacoense* يُعبَّر فيها عن الـ leptine glycoalkaloids، وسلالة بطاطس حُوِّلت وراثيًّا يُعبَّر فيها عن سُمِّ الـ Bt، وسلالة الـ leptine البرية حُوِّلت وراثيًّا ليُعبَّر فيها عن سُمِّ الـ Bt .. أظهرت اليرقات المنتخبة لمقاومة الـ Bt-cry3A نموًّا أفضل على النموات الخضرية المحولة بالـ Bt، ولكن ليس بنفس القدر على نموات الـ leptine، وذلك مقارنة بسلوك اليرقات الحساسة للـ Bt أو اليرقات المقاومة للمبيدات الحشرية. ولم يثبط أى من الـ leptine أو سُمِّ الـ Bt تغذية ونمو يرقات الإنسلاخ الثالث والرابع فى كل سلالات الحشرة. هذا.. إلاّ إنه بالنسبة لسلوك سلالات خنفساء كلورادو الثلاث على اللبتين +Bt.. فإن التغذية كانت صفرًا، والنمو كان صفرًا أو سلبيًّا، وموت اليرقات كان بنسبة ١٠٠٪ (Cooper وآخرون ٢٠٠٤).

كذلك أدى التحويل الوراثى لثلاثة أصناف من البطاطس (منها الصنف ديزريه) بمثبطات بروتينيز الأرز oryzacystatins: I، و II مجتمعين إلى إحداث تأثير سلبى على حشرة خنفساء كلورادو *L. decemlineata* تمثل فى خفض وزن الحشرة البالغة ووزن النمو الخضرى المستهلك فى تغذية الحشرة (Cingel وآخرون ٢٠١٤).

هذا.. وكثيرًا ما يًصاحب التحويل الوراثى تغيرات وراثية بخلاف تلك المعنية بعملية التحويل الوراثى، ويمكن التخلص من تلك التغيرات بالتهجين الرجعى إلى الصنف المحول وراثيًّا، لكن ذلك لا يكون ممكنًا مع البطاطس بسبب طبيعتها الخليطة وراثيًّا.

ولقد وُجد عندما حوِّل صنف البطاطس Superior وراثيًّا لمقاومة خنفساء كلورادو أن نباتات السلالة المحولة وراثيًّا NewLeaf Superior كانت أكثر قوة فى النمو عن الصنف الأصلى، وذلك عندما كان معدل التسميد الآزوتى أقل من ٩٢ كجم/هكتار (٣٨,٥ كجم N للفدان)، وكان مرد ذلك إلى زيادة كفاءتها فى امتصاص النيتروجين (وليس فى استخدامها للنيتروجين الممتص) بنسبة ١٦٪ عن الصنف الأصلى؛ الأمر الذى لم يتحقق فى مستويات التسميد الآزوتى الأعلى من ذلك. ويفيد ذلك احتمال انخفاض حاجة السلالة المحولة وراثيًّا للنيتروجين عن الصنف الأصلى (Zvomuya & Rosen ٢٠٠٢).

التربية لمقاومة دودة لوز القطن

أمكن تحويل البطاطس بجين synthetic يُشفر للبروتين الحشرى القاتل Cry1Ab الذى تُنتجه البكتيريا *Bacillus thuringensis*؛ الأمر الذى جعلها مقاومة لدودة لوز القطن *Helicoverpa armigera* (Chakrabarti وآخرون ٢٠٠٠).

التربية لمقاومة نطاط أوراق البطاطس

تتوفر مقاومة حقل ضد نطاط أوراق البطاطس *Empoasca fabae*، إلاّ أن المقاومة ليست عالية. وقد أمكن زيادة هذا المستوى كثيرًا بالانتخاب المتكرر فى عشيرة من مجموعة Tuberosum، وأنتج Sequoia كصنفٍ مقاوم للحشرة.

وتتوفر مستويات عالية من المقاومة لنطاط أوراق البطاطس فى عديد من أنواع الجنس *Solanum* البرية، حيث ترتبط المقاومة فى معظم تلك الأنواع بمحتوى النمو الخضرى من الجليكوألكالويدات. وتُعد مقاومة *S. berthaultii* استثناء إذ إن مردها إلى ما تحمله أوراقه من شعيرات غدية، وهو نوع واعد كمصدر للمقاومة (عن Tarn وآخرين ١٩٩٢).

وعندما أُجرى تحليل للتعرف على محتوى درنات عشائر من البطاطس أُنتُجت بالانتخاب المتكرر لمقاومة نطاط أوراق البطاطس *Empoasca fubae* من الجليكوألكالويدات: ألفا سولاتين وألفاشاكونين .. وُجد أن متوسط محتوى كلا المركبين كان أعلى جوهريًّا فى العشائر الأكثر مقاومة عما فى العشيرة الأصلية غير المنتخبة (Sanford وآخرون ١٩٩٢).

التربية لمقاومة الديدان السلكية

أُجرى تقييم شمل ٥٠ صنفًا من البطاطس لمقاومة الديدان السلكية تحت ظروف الحقل؛ حيث تواجد النوع *Selatosomus punctiollis* بنسبة ٩٥٪، مع تواجد قليل لكل من الأنواع *Melanotus legatus*، و *Agrypnus argillaceus*، و *Agrillaceus binodulus coreanus* بنسبة ٥٪ لها مجتمعة.

وكانت أكثر الأصناف مقاومة – مقسمة حسب موعد النضج (الجاهزية للحصاد) – كما يلى:

موعد النضج	عدد الأصناف المقيمة	الأصناف الأكثر مقاومة
مبكرة	١١	Anco and Irish Cobbler
متوسطة	١١	Alamo and Shinyuseo
متأخرة	٢٨	Whitu, Sieglinde, Spunta, and Some Miore

(Kwon وآخرون ١٩٩٩).

مصادر إضافية

لمزيد من الإطلاع على مواضيع هذا الفصل، يمكن الرجوع لما يلى:

Pointer (١٩٥١): بخصوص حصر شامل لكل جهود التربية لمقاومة الحشرات فى البطاطس قبل عام ١٩٥١.

Smith (١٩٦٨): بخصوص مصادر لمقاومة الحشرات — وكذلك الأمراض — فى ٦٣ صنفاً من البطاطس، وفى أنواع أخرى منزرعة وبرية من الجنس *Solanum*.

Grafius & Duches (٢٠٠٥، و ٢٠٠٨): بخصوص التحويل الوراثى لمقاومة الحشرات.. الإنجازات والمحددات.

Raman وآخرين (١٩٩٤): بخصوص وراثة المقاومة للحشرات.

Duncan وآخرين (٢٠٠٢): بخصوص جهود شركة Monsanto فى التحويل الوراثى للبطاطس لمقاومة خنفساء كلورادو، وكذلك الفيروسات.

Flanders وآخرين (١٩٩٢): بخصوص التربية لمقاومة الحشرات.. شامل.

Flanders وآخرين (١٩٩٩): بخصوص مصادر المقاومة للحشرات فى أنواع الجنس *Solanum*.

الفصل الخامس عشر

التربية للمقاومة المتعددة للأمراض والآفات

اعتبارات تؤخذ عند التربية

يلزم – قبل الإقدام على برنامج تربية لمقاومة آفة ما – أن تؤخذ الأمور التالية فى الحسبان:

١– مدى خطورة الآفة ذاتها؛ حيث تُعْطَى الأولوية للآفات الأكثرُ خطورةُ على المحصول.

٢– طرز المقاومة المتوفر للآفة، ومدى شدة أو فاعلية هذه المقاومة، ومصادرها؛ حيث تفضل المقاومة التى يمكنها أن تُسهم – بشكل فعال – فى حماية المحصول من أخطار الآفة، وأن تكون متوفرة فى أنواع يمكن تهجينها مع البطاطس المزروعة.

٣– وراثة المقاومة للآفة؛ حيث يجب أن يعرف ما إذا كانت المقاومة سائدة أم متنحية، وبسيطة أم كمية.

٤– مدى سهولة إجراء اختبارات التقييم لمقاومة النباتات للآفة؛ حيث يفضل ألاّ يتطلب إجراء الاختبارات وقتًا طويلا؛ نظرًا لكثرة عدد البادرات التى يلزم اختبارها.

هذا.. ويعد الاتجاه المفضل حاليًّا هو التركيز على المقاومة العامة general resistance؛ أى غير الخاصة بسلالات معينة non-race-specific؛ لأنها أكثر بقاءً بفاعلية من المقاومة الخاصة بسلالات معينة race-speific، التى تفقد فاعليتها بمجرد ظهور سلالات جديدة من الآفة؛ الأمر الذى يحدث – غالبًا – بعد فترة قصيرة من نشر زراعة الصنف المحتوى على هذا الطراز من المقاومة على نطاق واسع.

وتكون المقاومة المتخصصة – غالبًا – من طراز فرط الحساسية Hypersensitivity، ويتحكم فيها جينات سائدة؛ مثل الجين Nx الذى يُكسب النباتات مناعة ضد فيرس X، ومجموعة جينات R الخاصة بالمقاومة للندوة المتأخرة، وكانت تلك من أكثر طرز المقاومة استخدامًا فى برامج التربية؛ نظرًا لأنها بسيطة وسائدة، ولسهولة إجراء

اختبارات المقاومة. ولكن — ولسوء الحظ — فإنها أيضًا — من أكثر طرز المقاومة تعرضًا للفقد؛ بسبب ظهور سلالات جديدة من الآفات، تكون قادرة على التغلب على المقاومة التى توفرها هذه الجينات. ولكن هذا الطراز من المقاومة مازال فعالاً بالنسبة للآفات التى تعيش فى التربة soil-borne، والتى لا تتوفر لها وسائل الانتشار السريع الهائل، التى تتوفر بالنسبة للآفات التى تحمل مسبباتها بواسطة الهواء air-borne.

وفى المقابل.. فإن المقاومة العامة (تسمى كذلك المقاومة الأفقية horizontal resistance، ومقاومة الحقل field resistance) التى لا تُفقد بسهولة تكون غالبًا كمية، وتصعب المحافظة عليها — كاملة — فى برامج التربية، خاصة عند التربية بطريقة التلقيح الرجعى؛ لأن نسبة النباتات التى تحمل جميع جينات المقاومة — بعد كل تلقيح رجعى — تكون منخفضة للغاية. كما يكون من الصعب تعرف النباتات التى تحمل هذا الطراز من المقاومة.

وقد يكون من الأفضل الانتخاب لمستوى متوسط من المقاومة يتحكم فيه عدد قليل من الجينات عن الانتخاب لمستوى عال من المقاومة يتحكم فيه عدد كبير من الجينات؛ لأن عدد النباتات المقاومة المنتخبة فى الحالة الثانية يكون قليلاً؛ بدرجة لا تتوفر معها فرصة جيدة للانتخاب لصفات الجودة ومقاومة الآفات الأخرى. كما يكون من الأفضل استخدام أحد الأصناف المحسنة كمصدر لصفة المقاومة؛ لكى يسهل الانتخاب لصفات الجودة أيضًا.

ويلزم عند إجراء اختبارات المقاومة لأكثر من آفة، أو عند الانتخاب للمقاومة مع الانتخاب لصفات بستانية أخرى.. مراعاة ما يلى:

١- البدء باختبار المقاومة الذى يكون أسهل إجراء، والذى لا يتطلب إجراؤه جزءًا كبيرًا من النسيج النباتى.

٢- البدء باختبار حالات المقاومة الكمية التى لا تنتقل إلا إلى نسبة بسيطة من النسل.

٣- البدء باختبارات الانتخاب للصفات البستانية؛ لتأمينها أولاً، ثم إجراء اختبار المقاومة حينما يصبح عدد النباتات التى يلزم انتخابها صغيرًا نسبيًّا.

وكقاعدة عامة.. يجب أن تكون اختبارات المقاومة سهلة وسريعة، وألا تكون قاسية جدًّا بحيث تؤدى إلى إصابة النباتات المقاومة، أو ضعيفة جدًّا بحيث تؤدى إلى إفلات النباتات القابلة للإصابة من الإصابة بالآفة. ويتحقق ذلك — غالبًا — بالاستعانة بثلاثة أصناف أو ثلاث سلالات للمقارنة: قابلة للإصابة، ومتوسطة المقاومة، وعالية المقاومة.

مصادر المقاومة

نقدم فى جدول (١٥-١) بيانًا ببعض مصادر المقاومة المتعددة للأمراض فى أصناف البطاطس التجارية.

جدول (١٥-١): بعض مصادر المقاومة المتعددة للأمراض فى أصناف البطاطس التجارية[أ].

الصنف	الندوة المتأخرة		الندوة المبكرة		ذبول	الجرب	فيرس واى	فيرس التفاف
	الدرنات	النمو الخضرى	الدرنات	النمو الخضرى	فيرتسيليم	العادى	البطاطس	أوراق البطاطس
Alturas	MS	MS	MR	R	VR	MS	MS	R
Altantic	MS	S	R	S	MS	S	MS	R
Bannock Russet	S	S	MR	MR	R	R	R	R
Cal White	S	S	MR	S	MS	MS	VS**	S
Chieftain	S	S	MR	MS	MS	MS	S	MR
Chipeta	S	S	R	MS	R	MS	MS	R
FL 1533	VS	VS	S	S	S	MS	MS	R
Gem Russet	MS	S	R	MS	MS	MR	VS**	MR
IdaRose	MS	S	R	MS	MR	MS	S	MR
Ivory Crisp	S	S	MR	S	MS	S	MS	R
NorDonna	S	S	VS	S	S	MR	S	MR
Norland	S	VS	MR	S	S	MR	MS	MR
NorValley	S	S	R	S	S	MR	S	R
Ranger Russet	VS	S	MS	MS	MR	MS	MR	MS
Red LaSoda	VS	S	S	S	MS	MS	S	MS
Russet Burbank	MR	S	MR	MS	MS	MR	S	S
Russet Norkotah	VS	VS	MR	VS	VS	MR	VS**	MR
Sangre	S	S	MR	MS	MR	MR	MS	MR
Shepody	VS	VS	MR	S	MS	S	VS**	S
Umatilla Russet	MR	S	MR	MS	MS	R	MR	VR
Yukon Gold	MS	S	MR	S	S	MS	MS	MR

أ- S: قابل للإصابة MS: متوسط القابلية للإصابة VS: شديد القابلية للإصابة

R: مقاوم MR: متوسط المقاومة VR: شديد المقاومة

**: شديد القابلية للإصابة بفيرس واى البطاطس ولكنه متحمل للفيرس، ويُظهر أعراضًا طفيفة.

هذا.. ويُعطى Ortiz (١٩٩٨) قائمة مفصلة بمصادر المقاومة لمختلف المسببات المرضية والآفات فى الأنواع البرية للجنس *Solanum*.

كما يمكن الرجوع إلى Jellis (١٩٩٢) بخصوص المقاومة المتعددة للأمراض والآفات.

وراثة المقاومة

لقد تم تحديد المواقع الكروموسومية لعدد ١٩ جينًا رئيسيًّا سائدًا (جينات R) لمقاومة فيروسات، ونيماتودا، وفطريات.. تحديد مواقعها على كروموسومات البطاطس باستخدام واسمات دنا. وتبين أن ١٤ جينًا منها تقع فى خمس مواقع ساخنة hotspots للمقاومة فى جينوم البطاطس. ولقد أمكن التعرف على QTLs لمقاومة الندوة المتأخرة، والعفن الطرى البكتيرى للدرنات، ونيماتودا الحوصلات على جميع كروموسومات البطاطس الإثنى عشر. ووجد أن بعض الـ QTLs للمقاومة ترتبط ببعض المسببات المرضية وببعضها البعض أو بمواقع ساخنة للمقاومة (عن Gebhardt & Valkonen ٢٠٠١).

تضمنت القائمة الجينات: R1 (على الكروموسوم 5)، و R2 (على الكروموسوم 4)، و R3، و R6، و R7 (على الكروموسوم 11) لمقاومة الندوة المتأخرة؛ و Rx1 (من Andigena على الكروموسوم 12)، و Rx2 (من *S. acaule* على الكروموسوم 5) لمقاومة فيرس إكس البطاطس؛ و Ry (من *S. stoloniferum* على الكروموسوم 11) لمقاومة فيرس واى البطاطس؛ و H1 (على الكروموسوم 5) لمقاومة الطرازين الباثولوجيين Ro1، و Ro4 من *G. rostchiensis*. وقد أعقب ذلك التعرف على QTLs لمقاومة الندوة المتأخرة ونيماتودا التحوصل.

وأمكن التعرف على واسمات جزيئية (SCAR، و AFLP، و CAPS) للمساعدة فى التعرف على جينات مقاومة (Ry لمقاومة فيرس واى البطاطس، و H1 لمقاومة الطراز الباثولوجى Ro1 من *G. rostochienis* وغيرهما) (عن Bradshaw & Ramsey ٢٠٠٥).

ويظهر فى جدول (١٥-٢) بيانًا بتوزيع جينات المقاومة لمختلف المسببات المرضية والآفات على كروموسومات البطاطس الإثنى عشر (عن Gebhardt & Valkonen ٢٠٠١).

جدول (١٥-٢): توزيع جينات، و QTLs المقاومة لمختلف المسببات المرضية والآفات على كروموسومات البطاطس الإثنى عشر.

الكروموسوم	الجين	المسبب المرضى
I	*Eca*-QTL	*E. carotovora* ssp. *atroseptica*
	Pi-QTL	*P. infestans*
II	*Eca* QTL	*E. carotovora* ssp.*atroseptica*
	Pi-QTL	*P. infestans*
	Pi-QTL	*P. infestans*
III	*Eca*-QTL	*E. carotovora* ssp. *atroseptica*
	Pi-QTL	*P. infestans*
	Pi-QTL	*P. infestans*
	Gro1.4-QTL	*G. rostochiensis*
	Pi-QTL	*P. infestans*
	Pi-QTL	*P. infestans*
IV	*Pi*-QTL	*P. infestans*
	Eca-QTL	*E. carotovora* ssp. *atroseptica*
	Gpa4-QTL	*G. pallida*
	Pi-QTL	*P. infestans*
	R2	*P. infestans*
V	*Pi*-QTL	*P. infestans*
	R1	*P. infestans*
	Rx2	*Potatp Virus X*
	Nb	*Potatp Virus X*
	Gpa-QTL	*G. pallida*
	Gpa5-QTL	*G. pallida*
	Grp1-QTL	*G. pallida*, *G. rostochiensis*
	Pi-QTL	*P. infestans*
	HI	*G. rostochiensis*
	GroV1	*G. rostochiensis*
	Pi-QTL	*P. infestans*
	Eca-QTL	*E. carotovora* ssp. *atroseptica*
VI	*Pi*-QTL	*P. infestans*
VII	*Eca* QTL	*E. carotovora* ssp.*atroseptica*
	Grol	*G. rostochinesis*

يتبع

تابع جدول (١٥-٢):

الكروموسوم	الجـين	المسبب المرضى
VIII	*Pi*-QTL	*P. infestans*
	Eca-QTL	*E. carotovora* ssp. *atroseptica*
	Eca-QTL	*E. carotovora* ssp. *atroseptica*
	R_{blc}	*P. infestans*
IX	*Pi*-QTL	*P. infestans*
	Eca-QTL	*E. carotovora* ssp. *atroseptica*
	Nx_{phu}	*Potato Virus X*
	Gpa6-QTL	*G. pallida*
X	*Eca*-QTL	*E. carotovora* ssp. *atroseptica*
	R_{ber}	*P. infestans*
	Gro1.2-QTL	*G. rostochiensis*
XI	*Ryadg*	*Potato Virus Y*
	Ry_{sto}	*Potato Virus Y*
	Na_{adg}	*Potato Virus A*
	R_{Mc1}	*M. chitwodii*
	Pi-QTL	*P. infestans*
	Eca-QTL	*E. carotovora* ssp. *atroseptica*
	SenI	*S. endobioticum*
	Gro1.3-QTL	*G. rostochiensis*
	R3	*P. infestans*
	R6	*P. infestans*
	R7	*P. infestans*
	Pi-QTL	*P. infestans*
	Eca-QTL	*E. carotovora* ssp. *atroseptica*
XII	*Eca*-QTL	*E. carotovora* ssp. *atroseptica*
	Pi-QTL	*P. infestans*
	Pi-QTL	*P. infestans*
	Rx1	*Potato Virus X*
	Gpa2	*G. poallida*

ولقد أمكن التعرف على مواقع كروموسومية معقدة على الكروموسومين 5، و 12 تحمل عناقيد لجينات تتحكم فى المقاومة لبعض الأمراض. ويشتمل العنقود بالكروموسوم 5 على خمس جينات R (جينات مقاومة رأسية) على الأقل، هى: R1 الذى يتحكم فى المقاومة للندوة المتأخرة، و Nb الذى يتحكم فى مقاومة بفرط الحساسية للندوة المتأخرة كذلك، و Rx2 الذى يتحكم فى المقاومة القصوى لفيرس X البطاطس، و Gpa، و Grp1 اللذان يتحكمان فى المقاومة القصوى لنيماتودا التحوصل. وقد نشأت جميع هذه الجينات من خلفيات وراثية مختلفة. واكتُشف عنقود آخر من جينات R على الذراع القصير للكروموسوم 12، وهو الذى يضم الجينين: Gpa الذى يتحكم فى المقاومة لنيماتودا التحوصل *G. pallida*، و Rx الذى يتحكم فى المقاومة القصوى لفيرس X البطاطس (عن Hermanová وآخرين ٢٠٠٧).

وقد تبين أن صُوَر homologues الجين N التى تتحكم فى المقاومة لفيرس موزايك التبغ TMV ترتبط بالمقاومة للفطر *Synchytrium endobioticum* مسبب مرض التثألل wart disease (Hehl وآخرون ١٩٩٩).

بعض جهود التربية للمقاومة المتعددة للأمراض والآفات

أُنتج Plaisted وآخرون (١٩٩٢) سلالة البطاطس NYL235-4 المتحصل عليها من التهجين Hudson × *Solanum berthaultii*. تتميز هذه السلالة بمقاومتها لكل من خنفساء بطاطس كلورادو *Leptinotarsa decemlineata*، ونطاط أوراق البطاطس *Empoasca fabae*، وخنفساء البطاطس البرغوثية، وذلك بدرجة أكبر مما فى الأصناف التجارية مثل أتلانتك Atlantic. وترتبط تلك المقاومات بوجود شعيرات غدية من طراز A بالنمو الخضرى، وخاصة على السطح العلوى للأوراق، وقد حُصل على صفات المقاومة من *S. berthaultii*. كذلك تحمل السلالة NYL235-4 الجين H1 الذى يُكسب النباتات مستوى عالٍ جداً من المقاومة للنيماتودا *Globodera rostochiensis*، وجين سائد يتحكم فى مستوى عال من المقاومة لفيرس إكس البطاطس وفيرس واى

البطاطس، وهى سلالة متأخرة النضج (١٢٠ يومًا) ويتراوح محتوى درناتها من الجليكوألكالويدات من ٩,٨ إلى ١٠,٩ مجم/١٠٠ جم وزن طازج.

ولقد أمكن بالاستعانة بالانتخاب المعتمد على الواسمات MAS الجمع بين عدة مقاومات تضمنَّت الجين Ry_{adg} المتحكم فى المقاومة القصوى لفيرس واى البطاطس، والجين Gro1 المتحكم فى المقاومة لنيماتودا تحوصل الجذور *Globodera rostochiensis*، والجين Rx1 المتحكم فى المقاومة القصوى لفيرس إكس البطاطس، والمقاومة لتثألل البطاطس الذى يسببه الفطر *Synchytrium endobioticum* سلالات 1، و 2، و 6 (Gebhardt وآخرون ٢٠٠٦).

كما أمكن إنتاج سلالة من البطاطس ثنائية التضاعف (٢ن = ٢ س = ٢٤) أُعطيت الإسم Saikai 35، تميزت بطعمها الجيد وبمقاومتها لكل من فيرس واى البطاطس، والذبول البكتيرى، ونيماتودا الحوصلات. حصلت تلك السلالة على جين المقاومة لنيماتودا التحوصل Hi وجين المقاومة لفيرس واى البطاطس Rychc من أحد أبويها (الأب المذكر Sakurafubuki). وتحتوى تلك السلالة على سيتوبلازم النوع *Solanum phureja* الذى يُكسب الأعضاء الزهرية الذكرية والأنثوية درجة عالية من الخصوبة (Mori وآخرون ٢٠١٢).

وبالتهجين الجسمى بين النوع البرى *S. berthaultii* وصنف البطاطس BF 15 الأحادى المضاعف (dihaphoid) أمكن انتخاب ثلاث هجن جسمية رباعية التضاعف تميزت بمقاومة واضحة لكل من الفطريات *F. solani*، و *R. solani*، و *P. aphanidermatum*، مع مقاومة أفضل للسلالة العادية من فيرس واى البطاطس (Nouri-Ellouz وآخرون ٢٠١٦).

وبالتحويل الوراثى أمكن الجمع بين الجين cryV-Bt من *Bacillus thuringensis* subsp. *kurstaki* الذى يُعد سامًّا لحشرات حرشفية وغمدية الأجنحة، وجين الغلاف البروتينى لفيرس واى البطاطس $PVY^{o}cp$، وأظهرت سلالتان محولتان وراثيًّا مستوى عالٍ من المقاومة لكل من فراشة درنات البطاطس وفيرس واى البطاطس (Li وآخرون ١٩٩٩).

مصادر الكتاب

Akeley, R. V. 1966. Development of potato varieties resistant to tuber diseases, pp. 125-147. In: Campbell Institute for Agricultural Research. Proceedings of Plant Science Symposium. Camden, N. J.

Arbogast, M. , M. L. Powelson, M. R. Cappaert, and L. S. Watrud. 1999. Response of six potato cultivars to amount of applied water and *Verticillium dahliae*. Phytopathology 89: 782-788.

Arnone, S. et al. 1998. Research in *Solanum* spp. of sources of resistance to the potato tuber moth *Phthorimaea operculella* (Zeller). Potato Res. 41 (1): 39-49.

Askarianzadeh, A. and A. N. E. Birch. 2013. Study of wild *Solanum* species to identify sources of resisitance against the green peach aphid, *Myzus persicae* (Sulzer). Amer. J. Potato Res. 90 (1): 66-70.

Bachmann-Pfabe, T. Hammann, J. Kruse, and K. Dehmer. 2019. Screening of wild potato genetic resources for combined resistance to late blight on tubers and pale potato cyst nematodes, Euphytica 215: 48.

Bae, J. J., D. Halterman, and S. Jansky. 2008. Development of a molecular marker associated with verticillium wilt resistance in diploid interspecific potato hybrids. Molecular Breeding 22 (1): 61-69.

Bae, J. J., K. Neu, D. Halterman, and S. Jansky. 2011. Development of a potato seedling assay to screen for resistance to *Verticillium dahliae*. Plant Breeding 130: 225-230.

Bagri, D. S., D. C. Upadhyaya, A. Kumar, and C. P. Upadhyaya. 2018. Overexpression of PDX-II gene in potato (*Solanum tuberosum* L.) leads to the enhanced accumulation of vitamin B_6 in tuber tissues and tolerance to abiotic stresses. Plant Sci. 272: 267-275.

Bakker, J. 2002. Durability of resistance against potato cyst nematodes. Euphytica 124: 157-162.

Ballvora, A. et al. 2011. Multiple alleles for resistance and susceptibility modulate the defense response in the interaction of tetraploid potato (*Solanum tuberosum*) with *Synchytrium endobioticum* pathotypes 1,2,6 and 18. Theor. Appl. Genet. 123: 1281-1292.

Bamberg, J. B. 2010. Tuber dormancy lasting eight years in the wild potato *Solanum jamesii*. Amer. J. Potato Res. 87 (2): 226-228.

Bamberg, J. 2018. Diurnal alternating temperature improves germination of some wild potato (*Solanum*) botanical seedlots. Amer. J. Potato Res. 95 (4): 368-373.

Bamberg, J. and A. del Rio. 2005. Conservation of potato genetic resources. Chapter 1 in: M. K. Razdan and A. K. Mattoo (eds). Genetic improvement of solanaceous crops. Vol. 1. Potato. Science Pub., Inc., Enfield, NH.

Bamberg, J. B., J. P. Palta, L. A. Peterson, M. Martin, and A. R. Krueger. 1998. Fine screening potato (*Solanum*) species germplasm for tuber calcium. Amer. J. Potato Res. 75 (4): 181-186.

Bamberg, J., C. Fernandez, and A. del Rio. 2017. Extra soil fertilization of mother plants increases seed yield but not *Solanum* (Potato) species. Amer. J. Potato. Res. 94 (6): 583-587.

Barker, H. 1997. Extreme resistance to potato virus V in clones of *Solanum tuberosum* that are also resistant to potato viruses Y and A: evidence for a locus conferring broad-spectrum potyvirus resistance, Theor. App. Gen 95 (8): 1258-1262.

Barker, W. G. and G. R. Johnston. 1980. The longevity of seeds of the common potato, *Solanum tubersum*. Amer. Potato J. 57: 601-607.

Belknap, W. R., M. E. Vayda, and W. D. Park (eds.). 1994. The molecular and cellular biology of the potato. CAB International, Wallingford, UK. 270 p.

Barker, H., B. Reavy, and K. D. McGeachy. 1998. High level of resistance in potato to potato mop-top virus induced by transformation with the coat protein gene. Europ. J. Plant Pathol. 104 (7): 737-740.

Beniers, H. E., Y. Nöllen, H. J. van Eck, and H. J. Schouten. 2018. Increased virulence of *Globodera pallida* during repeated rearing on different resistant potato cultivars explained by a simple model. Plant Pathol. 68 (3).

Berg, J. H. van et al. 1996. QTL analysis of potato yuber dormancy. Theo. App. Gen. 93 (3): 317-324.

Berthou, F. et al. 2003. Enhancing the resistance of the potato to southern root-knot nematodes by using *Solanum sparipilum* germplasm. Euphytica 132: 57-65.

Bisognin, D. A. and D. S. Douches. 2002. Genetic diversity in diploid and tetraploid late blight resistant potato germplasm. HortScience 37 (1): 178-183.

Bisognin, D. A., N. C. Manrique-Carpintero, and D. S. Doucher. 2018. QTL analysis of tuber dormancy and sprouting in potato. Amer. J. Potato Res. 95 (4): 374-382.

Boguszewska, D., M. Grudkowska, and B. Zagdanska. 2010. Drought-responsive antioxidant enzymes in potato (*Solanum tuberosum* L.). Potato Research 53: 373-382.

Boiteux, L. S., F. J. B. Reifschneider, M. E. N. Fonseca, and J. A. Buso. 1995. Search for sources of early blight (*Alternaria solani*) field resistance not assoiciated with vegetative late maturity in tetrapolid potato germplasm. Euphytica 83: 63-70.

Bradshaw, J. E. and G. Ramsay. 2005. Utilization of the Commonwealth Potato Collection in potato breeding. 146: 9-19.

Bradshaw, J. E. et al. 2010. Applied potato genetics and breeding: the way ahead for potato breeding. Breeding & Genetics. The Internet.

Bright, S. et al. 1983. Modification of agronomic traits using *in vitro* technology, pp. 251-265. In: S. H. Mantell and H. Smith (eds.). Plant biotechnology. Cambridge Univ. Pr., Cambridge.

Brown, C. R. 1999. A native American technology transfer: the diffusion of potato. HortScience 34 (5): 817-821.

Brown, C. R. 2008. Breeding for phytonutrient enhancement of potato. Amer. J. Potato Res. 85 (4): 298-307.

Brown, C. R. 2011. The contribution of traditional potato breeding to scientific potato improvement. Potato Res. 54: 287-300.

Brown, C. R. 2014. Stability and broad-sense heritability of mineral content in potato: copper and sulfur. Amer. J. Potato Res. 91 (6): 618-624.

Brown, C. R. and H. Mojtahedi. 2005. Breeidng for resistance to *Meloidogyne* species and Trichodorid-vectored virus. Ch. 12 in: M. K. Razdan and A. K. Mattoo (eds.). Genetic improvement of solanaceous crops. Vol. 1. Potato. Science Pub., Inc., Enfield, NH.

Brown, C. R., H. Mojtahedi, L-H. Zhang, and E. Riga. 2009. Independent resistant reactions expressed in root and tuber of potato breeding lines with introgressed resistance to *Meloidogyne chitwoodi*. Phytopathology 99 (9): 1085-1089.

Brown, C. R. and P. E. Thomas. 1994. Resistance to potato leafroll virus derived from *Solanum chacoense*: characterization and inheritance. Euphytica 74: 51-57.

Brown, C. R., C. G. Edwards, C. P. Yang and B. B. Dean. 1993. Orange flesh trait in potato: inheritance and carotenoid content. J. Amer. Soc. Hort. Sci. 118 (1): 145-150.

Brown, C. R., D. Corsini, J. Pavek, and P. E. Thomas. 1997. Heritability of field resistance to potato leafroll virus in cultivated potato. Plant Breeding 116 (6): 585-588.

Brown, C. R. et al. 2000. Potato germplasm resistant to corky ringspot disease. Amer. J. Potato Res. 77 (1): 23-27.

Brown, C. R., D. Culley, C. P. Yang, R. Durst, and R. Wrolstad. 2005. Variation of anthocyanin and carotenoid contents and associated antioxidant values in potato breeding lines. J. Amer. Soc. Hort. Sci. 130 (2): 174-180.

Brown, C. R., D. Culley, M. Bonierbale, and W. Amorós. 2007. Anthocyanin, carotenoid content, and antioxidant values in native South American potato cultivars. HortScience 42.

Brown, C. R. et al. 2010. Stability and broad-sense heritability of mineral content in potato: iron. Amer. J. Potato Res. 87 (4): 390-396.

Brown, C. R. et al. 2011. Stability and broad sense heritability of mineral content in potato: zinc. Amer. J. Potato Res. 88 (3): 238-244.

Brown, C. R. et al. 2012. Stability and broad sense heritability of mineral content in potato calcium and magnesium. Amer. J. Potato Res. 89 (4): 255-261.

Brown, C. R. et. al. 2013. Stability and broad-sense heritability of mineral content in potato: potassium and phosphorus. Amer. J. Potato Res. 90 (6): 516-523.

Brown, C. R., L. Zhang, and H. Mojtahedi. 2014. Tracking the R_{Mc1} gene for resistance to race 1 of Columbia root-knot nematode (*Meloidgyne chitwoodi*) in three Mexican wild potato species with different ploidies. Amer. J. Potato Res. 91 (2): 180-185.

Bryan, G. J. and I. Hein. 2008. Genomic resources and tools for gene function analysis in potato. Inter. J. Plant Genomics. Article ID 216513. 9 p.

Burkhart, C. R., B. J. Christ, and K. G. Haynes. 2007. Non-additive genetic variance governs resistance to fusarium dry rot in a diploid hybrid potato population. Amer. J. Potato. Res. 84 (3): 199-204.

Burton, W. G. 1948. The potato: a survey of its history and of factors influencing its yield, nutritive value and storge. Chapman & Hall, Ltd., London. 319 p.

Butenko, R. G. and A. A. Kuchko. 1994. Somatic hybridization in *Solanum tuberosum* × *S. chacoense*, pp. 183-195. In: Y. P. S. Bajaj (ed.). Biotechnology in agriculture and forestry. Vol. 27. Somatic hybridization in crop improvement. I. Springer-Verlag , Berlin, Heidelberg.

Cabello, R. et. al. 2012. Lagre-scale evaluation of potato improved varieties, genetic stocks and landraces for drought tolerance. Amer. J. Potato Res. 89 (5): 400-410.

Cai, X. K., D. M. Spooner, and S. H. Jansky. 2011. A test of taxonomic and biogeographic predictivity: resistance to potato virus Y in wild relatives of the cultivated potato. Phytopathology 101 (9): 1074-1080.

Campell, R. et al. 2014. Genome-wide QTL and bulked transcriptomic analysis reveals new candidate genes for the control of tuber carotenoid content in potato (*Solanum tuberosum* L.). Theor. Appl. Gen 127 (9): 1917-1933.

Cardi, T. 1998. Maltivariate analysis of variation among *Solanum commersonii* (+) *S. tuberosum* somatic hybrids with different ploidy levels. Euphytica 99: 35-41.

Cardi, T. 2001. Somatic hybridization between *Solanum commersonii* Dun. and *S. tuberosum* L. (Potato), pp. 245-263. In: Nagata/Bajaj (eds). Biotechnology in Agriculture and Forestry. Vol. 49. Somatic hybridization in crop improvement II. Springer-Verlag, Berlin.

Carputo, D. et al. 2009. Resistance to *Ralistonia solanacearum* of sexual hybrids between *Solanum commersonii* and *S. tuberosum*. Amer. J. Potato. Res. 86 (3): 196-202.

Carputo, D., R. Aversano, and L. Frusciante. 2010. Breeding potato for quality traits. 12 p. The Internet.

Carputo, D., L. Montl, J. E. Werner, and L. Frusciante. 1999. Uses and usefulness of endosperm balance number. Theor. Appl. Genet. 98 (3/4): 478-484.

Carrasco, A., J. I. Ruiz de Galarreta, A. Rico, and E. Ritter. 2000. Transfer of PLRV resistance from *Solanum verrucosum* Schlechdt to potato (*S. tuberosum* L.) by porotoplast electrofusion. Potato Res. 43: 31-42.

Castelli, L., G. Ramsay, G. Bryan, S. J. Neilson, and M. S. Phillips. 2003. New sources of resistance to the potato cyst nematodes *Globodera pallida* and *G. rostochiensis* in the Commonwealth Potato Collection. Euphytica 129: 377-386.

Celebi-Tobrak, F., S. A. Slack, and M. M. Jahn. 2002. A new gene, Ny_{tbr}, for hypersensitivity to potato virus Y from *Solanum tuberosum* maps to chromosome IV. Theor. Appl. Gen. 104 (4): 669-674.

Celebi-Tobrak, F., J. A. Watanabe, and K. N. Watanabe. 2005. Molecular markers in identification of genotypic variation. Chapter 6 in: M. K. Razdan and A. K. Mattoo (eds.). Genetic improvement of solanaceous crops. Vol.1. Potato. Science Pub., Inc., Enfield, NH.

Chakrabarti, S. K. et al. 2000. *Bacillus thuringiensis* cry1Ab gene confers resistance to potato against *Helicoverpa armigera* (Hubner). Potato Res. 43: 143-152.

Chakrabarti, S. K. et al. 2014. QTL analysis of late blight resistance in a diploid potato family of *Solanum spegazzinii* × *S. chacoense*. Potato Res. 57 (1): 1-11.

Chang, D. C. et al. 2014. Freezing and frost damage of potato plants: a case study on growth recovery: yield response, and quality changes. Potato Res. 57 (2): 99-110.

Chavez, R., M. T. Jackson, P. E. Schmiediche, and J. Franco. 1988. The importance of wild potato species resistant to the potato cyst nematode, *Globodera pallida*, pathotypes P4A and P5A, in potato breeding. I. Resistance studies. Euphytica 37: 9-14.

Choi, K. H., J. H. Jeon, H. S. Kim, Y. H. Joung, and H. Joung. 1999. Stability of transgenic potato plants and their progenies expressing herbicide resistance gene. (In Korean with English summeary) J. Korean Soc. Hort. Sci. 40 (1): 31-34. (c.a. Plant Breeding Abst. 69: 6495; 1999).

Chung, Y. S., K. Holmquist, D. M. Spooner, and S. H. Jansky 2011. A test of taxonomic and biogeographic predictivity: resistance to soft rot in wild relatives of cultivated potato. Phytopathology 101 (2): 205-212.

Cingel, A. et al. 2014. Pyramiding rice cystain OCI and OCII genes in transgenic potato (*Solanum tuberosum* L.) for resistance to Colorado Potato beetle (*Leptinotarsa decemlineata* Say). Euphytica 198 (3): 425-438.

Coetzer, C., D. Corsini, S. Love, J. Pavek, and N. Tumer. 2001. Control of enzymatic browning in potato (*Solanum tuberosum* L.) by sense and antisense RNA from tomato polyphenol oxidase. J. Agr. Food Chem. 49 (2): 652-657.

Coombs, J. J., D. S. Douches, W. Li, E. J. Grafius, and W. L. Pett. 2002. Combining engineered (Bt-cry3A) and natural mechanisms in potato for control of Colorado potato beetle. J. Amer. Soc. Hort. Sci. 127 (1): 62-68.

Coombs, J. J., D. S. Douches, W. Li, E. J. Grafius, and W. L. Pett. 2003. Field evaluation of natural, engineered, and combined resistance mechanisms in potato for control of Colorado potato beetle. J. Amer. Soc. Hort. Sci.128 (2): 219-224.

Cooper, H. D., S. Spillane, and T. Hodgkin (eds.). 2001. Broadening the genetic base of crop production. CABI Publishing, Wallingford. 452 p.

Cooper, S. G., D. S. Douches, and E. J. Grafius. 2004. Combining genetic engineering and traditional breeding to provide elevated resistance in potatoes to Colorado potato beetle. Ent. Exp. Appl. 112: 37-46.

Cooper, S. G., D. S. Douches, K. Zarka, and E. J. Grafius. 2009. Enhaced resistance to control potato tuberworm by combating engineered resistance, avidin, and natural resistance derived from *Solanum chacoense*. Am. J. Pot. Res. 86: 24-30.

Crowell, E. F., J. M. McGrath, and D. S. Douches. 2008. Accumulation of vitamin E in potato (*Solanum tuberosum*) tubers. Thansgenic Res. 17: 203-217.

Culley, D. E., B. B. Dean, and C. R. Brown. 2002. Introgression of the low browning trait from the wild Mexican species *Solanum hjertingii* into cultivated potato (*S. tuberosum* L.). Euphytica 125: 293-303.

Cutter, E. G. 1978. Structure and development of potato plant, pp. 70-152. In: P. M. Harris (ed.). The potato crop. Chapman and Hall, London.

Dale, M. F. B. and G. R. Mackay. 1994. Inheritance of table and processing quality, pp. 285-315. In: J. E. Bradshaw and G. R. Mackay (eds.). Potato Genetics. CAB International, Wallingford, UK.

Davidson, M. M. et al. 2002. Development and evaluation of potatoes transgenic for cry1Ac9 gene conferring resistance to potato tuber moth. J. Amer. Soc. Hort. Sci. 127 (4): 590-596.

Davis, J. A., E. B. Radcliffe, and D. W. Ragsdale. 2007. Resistance to green peach aphid, *Myzus persicae* (Sulzer), and potato aphid, *Macrosiphum euphorbiae* (Thomas), in potato cultivars. Amer. J. Potato Res. 84 (3): 259-269.

De Jong, H. 1983. Inheritance of sensitivity to the herbicide Metribuzin in cultivated diploid potatoes. Euphytica 32: 41-48.

Doreste, V. et al. 2002. Transgenic potato plants expressing the potato virus X (PVX) coat protein gene developed resistance to the viral infection. Phytoparasitica 30 (2): 177-185.

Dorrance, A. E. and D. A. Inglis. 1988. Assessment of laboratory methods for evaluating potato tubers for resistance to late blight. Plant Dis. 82: 442-446.

Dorrance, A. E. and D. A. Inglis. 1997. Assessment of greenhouse and laboratory screening methods for evaluating potato foliage for resistance to late blight. Plant Dis. 81: 1206-1213.

Douches, D. S. and R. Freyre. 1994. Identification of genetic factors influencing chip color in diploid potato (*Solanum* spp.). Amer. Potato J. 71 (9): 581-590.

Douches, D. S. and E. J. Grafius. 2005. Transformation for insect resistance. Chapter 11 in: M. K. Razdan and A. K. Mattoo (eds.). Genetic improvement of solanaceous crops. Vol.1. Potato. Science Pub., Inc. Enfield, NH.

Douches, D. S. and K. Jastrzebski. 1993. Potato *Solanum tuberosum* L., pp. 605-644. In: G. Kalloo and B. O. Bergh (eds.). Genetic improvement of vegetable crops. Pergamon Pr., Oxford.

Douches, D. S., A. L. Westedt, K. Zarka, B. Schroeter, and E. J. Grafius. 1998. Potato transformation to combine natural and engineered resistance for controlling tuber moth. HortScience 33 (6): 1053-1056.

Douches, D. S. et al. 2001. Effectiveness of natural and engineered host plant resistance in potato to the Colorado potato beetle. HortScience 36 (5): 967-970.

Douches, D. S., W. Li, K. Zarka, J. Coombs, W. Pett, E. Grafius, and T. El-Nasr. 2002. Development of Bt-cry5 insect-resistant potato lines'Spunta-G2' and 'Spunta-G3'. HortScience 37 (7): 1103-1107.

Douches, D. et al. 2010a. Field and storge evaluations of ‘Spunta G2’ for resistance to potato tuber moth and agronomic performance. J. Amer. Soc. Hort. Sci. 135: 333-340.

Douches, D. S., J. S. Coombs, L. A. Lacey, K. J. Flcher, and W. L. Pett. 2010b. Evaluations of transgenic potatoes for resistance to potato tuberworm in the laboratory and field. Am. J. Pot. Res. DOI 10. 1007/s12230-010-9167-y.

Draffehn, A. M., S. Meller, L. Li, and C. Gebhardt. 2010. Natural diversity of potato (*Solanum tuberosum*) invertases. BMC Plant Biol. 10: 271-285.

Duncan, D. R. et al. 2002. Field performance of transgenic potato, with resistance to Colorado potato beetle and viruses. HorScience 37 (2): 275-276.

Dwelle, R. B. 1985. Photosynthesis and photoassimilate partitioning, pp. 35-58. In. P. H. Li (ed.). Potato physiology. Academic Pr., N. Y.

Eberlein, C. V., M. J. Guttieri, and J. Steffen-Campell. 1998. Bromoxynil resistance in transgenic potato clones expressing bxn gene. Weed. Sci. 46 (2): 150-157.

Ekanayake, I. J. and D. J. Midmore. 1992. Genotypic variation for root pulling resistance in potato and its relationship with yield under water-deficit stress. Euphytica 61: 43-53.

El-Areef, H. M., H. Uhrig, M. R. El-Helw, and F. M. Saleh. 1998. *In vitro* selection of salt-tolerant potato plants by anther culture. Assiut J. Agr. Sci. 29 (1): 149-168.

El-Areef, H. M., H. Uhrig, M. R. El-Helw, and F. M. Saleh. 1998a. Selection of NaCl-tolerant variants within anther culture derived embryoids of *Solanum tuberosum*. Assiut J. Agr. Sci. 29 (1): 133-147.

Elphinstone, J. G. 1994. Inheritanceof resistance to bacterial diseases, pp. 429-446. In: J. E. Bradshaw and G. R. Mackay. Potato genetics. CAB International, UK.

Errebhi, M., C. J. Rosen, F. I. Lauer, M. W. Martin, and J. B. Bamberg. 1999. Evaluation of tuber-bearing *Solanum* species for nitrogen use efficiency and biomass partitioning. Amer. J. Potato Res. 76 (3): 143-151.

Estrada, M. A. et al. 2007. Potato tuberworm (Lepidoptera: Gelichiidae) resistance in potato lines with the *Bacillus thuringensis* cry1Ac gene and natural resistance. HortScience 42 (5): 1306-1311.

Feldman, M. L. et al. 2014. PLPKI: a novel serine protease inhibitor as a potential biochemical marker involved in horizontal resistance to *Phytophthora infestans*. Plant Breeding 133 (2): 275-280.

Fassuliotis, G. 1990. Somaclonal variation for nematode resistance, pp. 258-268. In: P. S. Bajaj (ed.). Biotechnology in agriculture and forestry. Vol. 11. Somaclonal variation in crop improvement. Springer-Verlag, Berlin.

Fisher, D. G., K. L. Deahl, and M. V. Rainforth. 2002. Horizontal resistance in *Solanum tuberosum* to Colorado potato beetle (*Leptinotarsa decemlineata* Say). Amer. J. Potato Res. 79: 281-293.

Flanders, K. L., J. G. Hawkers, E. B. Radcliffe, and F. I. Lauer. 1992. Insect resistance in potatoes: sources, evolutionay relationships, morphological

and chemical defenses, and ecogeographical associations. Euphytica 61: 83-111.

Flanders, K. L., S. Arnone, and E. B. Radcliffe. 1999. The potato: genetic resources and insect resistance, pp. 207-239. In: S. L. Clement and S. S. Quisenberry (eds). Global plant genetic resources for insect-resistant crops. CRC Press, Boca Raton, Florida.

Flavell, R. B. 1987. Recent progress in molecular biology and its possible impact on potato breeding: an overview, pp. 272-276. In: G. J. Jellis and D. E. Richardson (eds.). The production of new potato varieties: technological advances. Cambridge Univ. Pr., Cambridge.

Flis, B. 1995. Inheritance of extreme resistance to potato virus Y in potato. Potato Res. 38 (2): 199-210.

Fock, I. et al. 2000. Resistance to bacterial wilt in somatic hybrids between *Solanum tuberosum* and *Solanum phureja*. Plant Sci. 160 (1): 165-176.

Foldo, N. E. 1987. Genetic resource: their preservation and utilization. In G. J. Jellis and D. E. Richardson (eds). The Production of New potato Varieties: Technological Advances. pp. 10-27. Cambridge Univ. Pr., Cambridge.

Franco-Lara, L. and H. Barker. 1999. Characterization of resistance to potato leafroll virus accumulation in *Solanum phureja*. Euphytica 108: 137-144.

Gabriel, J., A. Coca, G. Plata, and J. E. Parlevliet. 2007. Characterization of the resistance to *Phytophthore infestans* in local potato cultivars in Bolivia. Euphytica 153 (3): 321-328.

Galun, E., D. Aviv, and A. Perl. 1994. Cybridization in potato, pp. 167-181. In: Y. P. S. Bajaj (ed.). Biotechnology in agriculture and forestry. Vol. 27. Somatic hybridization in crop improvement. I. Springer-Verlag, Berlin, Heidelberg.

Hämäläinen, J. H., T. Kekarainen, C. Gebhardt, K. N. Watanabe, and J. P. T. Valkonen. 2000. Recessive and dominant genes imterfere with the vascular transport of potato virus A in diploid potatoes. Mol. Plant-Microbe Inter. 13 (4): 402-412.

Gebhardt, C. and J. P. T. Valkonen. 2001. Organization of genes controlling disease resistance in the potato genome. Ann. Rev. Phytopathol. 39: 79-102.

Gebhardt, C. et al. 2006. Marker-assested combination of major genes for pathogen resistance in potato. Theo. Appl. Gen. 112: 1458-1464.

Gillen, A. M. and R. G. Novy. 2007. Molecular characterization of the progeny of *Solanum etuberosum* identifies a genomic region associated with resistance to potato leafroll virus. Euphytica 155 (3): 403-415.

Golas, T. M. et al. 2010. Identification of a resistance gene Rpi-dlc1 to *Phytophthora infestans* in European accessions of *Solanum dulcamara*. Theor. Appl. Gen. 120 (4): 797-808.

Golmirzaie, A. M., P. Malagamba, and N. Pallais. 1994. Breeding potatoes based on true seed propagation. In: J. E. Bradshaw and G. R. Mackay (eds.). Potato Genetics. CAB International, Wallingford, UK.

Gomez, P. L., R. L. Plaisted, and B. B. Brodie. 1983. Inheritance of resistance to *Meloidogyne incognita*, *M. javanica*, and *M. arenaria* in potatoes. Amer. Potato J. 60: 339-351.

Gopal, J. 1994. Flowering behaviour, male sterility and berry setting in tetraploid *Solanum tuberosum* germplasm. Euphytica 72: 133-142.

Goyer, A. and K. G. Haynes. 2011. Vitamin B_1 content in potato: effect of genotype, tuber enlargement, and storage, and estimation of stability and broad-sense heritability. Am. J. Potato Res. 88: 374-385.

Graebner, R. C. et al. 2018. Resistance to *Meloidogyne chitwoodi* identified in wild potato species. Amer. J. Potato Res. 95 (6): 679-686.

Grafius, E. J. and D. S. Douches. 2008. The present and future role of insect-resistant genetically modified potato cultivars in IPM, pp. 195-221. In: J. Romeis, A. M. Shelton, and G. G. Kennedy (eds.). Integration of insect-resistant genetically modified crops with IPM programs. Springer Science + Business Media B. V.

Griffith, M., S. R. Boese, and N. P. A. Huner. 1994. Chilling sensitivity of the frost-tolerant potato *Solanum commersonii*. Physiologia Plantarum 90 (2): 319-326.

Grünwald, N. J. et al. 2002. Potato cultivars from the Mexican National Program: sources and durability of resistance against late blight. Phytopathology 92:688-693.

Guenthner, J. F. 2002. Consumer acceptance of genetically modified potatoes. Amer. J. Potato Res. 79: 309-316.

Gupta, S. K. 2017. Predicitve markers for cold-induced sweeting resistance in cold stored potatoes (*Solanum tuberosum* L.). Amer. J. Potato Res. 94 (4): 297-305.

Habe, I. 2018. An in vitro assay method for resistance to bacterial wilt (*Ralstonia solanacearum*) in potato. Amer. J. Potato Res. 95 (3): 311-316.

Halterman, D. A., L. C. Kramer, S. Wielgus, and J. Jiang. 2008. Performance of transgenic potato containing the late blight resistance gene RB. Plant Dis. 92 (3): 339-343.

Harvey, W. J., R. A. Genet, J. P. Lammerink, and J. Mann. 1998. Screening the New Zealand potato germplasm collection for resistance to sugar accumulation during low temperature storage. N. Z. J. Crop. Hort. Sci. 26 (2): 89-93.

Hassanpanah, D. 2010. Evaluation of potato cultivars for resistance against water deficit stress under in vivo conditions. Potato Research 53: 383-392.

Hawkes, J. G. 1978. Biosystematics of the potato. In: P. M. Harris (ed.). "The Potato Crop: The Scientific Basis for Improvement", pp. 15-69. Chapman and Hall, Ltd., London.

Hawkes, J. G. 1990. The potato: evolution, biodiverstity and genetic resources. Belhaven Pr., London. 259 p.

Hawkes, J. G. 1994. Origins of cultivated potatoes and species relationships, pp. 3-42. In: J. E. Bradshaw and G. R. Mackay (eds.). Potato Genetics. CAB International, Wallingford.

Haynes, K. G. 2000. Inheritance of yellow-flesh intensity in diploid potatoes. J. Amer. Soc. Hort. Sci. 125 (1): 63-65.

Haynes, K. G., B. J. Christ, C. R. Burkhart, and B. T. Vinyard. 2009. Heritability of resistance to common scab in diploid potatoes. Amer. J. Potato Res. 86 (3): 165-170.

Haynes, K. G. 2008. Heritability of chip color and specific gravity in a long-day adapted *Solanum phyreja – S. Stenotomum* population. Amer. J. Potato Res. 85 (5): 361-366.

Haynes, K. G. and X. Qu. 2016. Late blight and early blight resistance from *Solanum hougasii* introgressed into *Solanum tuberosum*. Amer. J. Potato Res. 93 (1): 86-95.

Haynes, K. G. and X. Qu. 2019. Three cycles of recurrent maternal half-sib selection continue to reduce foliar late blight in a diploid hybrid *Solanum phureja - S. stenotomum* population. Amer. J. Potato Res. 96 (1): 1-5.

Haynes, K. G., J. B. Sieczka, M. R. Henninger, and D.L. Fleck. 1996. Clone × environment interactions for yellow-flesh intensity in tetraploid potatoes. J. Amer. Soc. Hort. Sci. 121 (2): 175-177.

Haynes, K. G., B. A. Clevidence, D. Rao, B. T. Vinyard, and J. M. White. 2010. Genotype × environment interactions for potato tuber carotenoid content J. Amer. Soc. Hort. Sci. 135: 250-258.

Haynes, K. G., B. A. Clevidence, D. Rao, and B. T. Vinyard. 2011. Inheritance of carotenoid content in tetraploid × diploid potato crosses. J. Amer. Soc. Hort. Sci. 136: 265-272.

Hedrick, U. P. (ed.). Sturtevant's notes on edible plants. J. B. Lyon Co., Albany. 686 p.

Heeres, P., E. Jacobsen, and R. G. F. Visser. 1997. Behavior of genetically modified amylose free potato clones as progenitros in a breeding program. Euphytica 98: 169-175.

Hehl, R. et al. 1999. TMV resistance gene N homologues are linked to *Synchytrium endobioticum* resistance in potato. Theo. Appl. Gen. 98 (3/4): 379-386.

Heldak, J., M. Bezo, V. Stefunova, and A. Gallikova. 2007. Selection of DNA markers for detection of extreme resistance to potato virus Y in tetraploid potato (*Solanum tuberosum* L.) F_1 progenies. Czech J. Genet. Plant Breed. 43 (4): 125-134.

Helgeson, J. P. et al. 1998. Somatic hybrids between *Solanum bulbocastanum* and potato: a new source of resistance to late blight. Theo. Appl. Gen. 96 (6/7): 738-742.

Hemavathi et al. 2009. Over-expression of strawberry D-galacturonic acid reductase in potato leads to accumulation of vitamin C with enhanced abiotic stress tolerance. Plant Sci. 177 (6): 659-667.

Henninger, M. R., S. B. Sterrett, and K. G. Haynes. 2000. Broad-sense heritability and stability of internal heat necrosis and specific gravity in tetraploid potatoes. Crop Sci. 40 (4): 977-984.

Henshaw, G. G., J. F. O'hara, and R. J. Westcott. 1980. Tissue culture methods for the storage and utilization of potato germplasm, pp. 71-76. In: D. S. Ingram and J. P. Helegson (eds.). Tissue culure methods for plant pathologists. Blackwell Sci. Pub., Oxford.

Hermanová, V., J. Bárta, and V. Curn. 2007. Wild potato species: characterization and biological potential for potato breeding. Czech J. Genet. Plant Breed. 43 (3): 73-81.

Hermsen, J. G. Th. 1987. Efficient utilization of wild and primitive species in potato breeding. *In* G. J. Jellis and D. E. Richardson (eds).

"The Production of New Potato Varieties: Technological Advances", pp. 172-185. Cambridge Univ. Pr., Cambridge.

Hermsen, J. G. Th. 1989. Curruent use of potato collections. *In* A. H. D. Brown, O. H. Frankel, D. R. Marshall, and J. T. Williams (eds). "The Use of Plant Genetic Resources", pp. 68-87. Cambridge Univ. Pr., Cambridge.

Hermsen, J. G. Th. 1994. Introgression of genes from wild species, including molecular and cellular approaches, pp. 515-538. In: J. E. Bradshaw and G. R. Mackay (eds.). Potato genetics. CAB International, Wallingford, UK.

Hijmans, R., M. Jacobs, J. B. Bamberg, and D. M. Spooner. 2003. Frost tolerance in wild potato species: assessing the predictivity of taxonomic, geographic, and ecological factors. Euphytica 130:47-59.

Hilton, A. J., H. E. Stewart, S. L. Linton, M. J. Nicolson, and A. K. Lees. 2000. Testing the resistance to silver scurf in commercial potato cultivars under controlled environmental conditions. Potato Res. 43: 263-272.

Hiltunen, L. H. et al. 2011. Elimination of common scab sensitive progeny from a potato breeding population using thaxtomin A as a selective agent. Plant Pathol. 60: 426-435.

Hosaka, K., H. Matsunaga, and K. Senda. 2000. Evaluation of several wild tuber-bearing *Solanum* species for scab resistance. Amer. J. Potato Res. 77 (1): 41-45.

Hosaka, K., R. Sanetomo, S. Tamiya, K. Asano, and E. Shinosaka. 2018. Creation of long-day adapted tetraploid potatoes from crosses of *Solanum tarijense* females with Andigena males. Euphytica 214: 191.

Howard, H. W. 1969. Genetics of the potato, *Solanum tuberosum*. Logos Pr. Limited, London. 126 p.

Howard, H. W. 1978. The production of new varieties, *In* P.M. Harris (ed.). "The Potato Crop: The Scientific Basis for Improvement", pp. 607-646 Chapman and Hall Ltd, London.

Huisman, M. J., B. J. C. Cornelissen, and E. Jongedijk. 1992. Transgenic potato plants resistant to viruses. Euphytica 63: 187-197.

Inglis, D. A. et al. 2007. Assessment of *Solanum hougasii* in Washington and Mexico as a source of resistance to late blight. Amer. J. Potato Res. 84 (3): 217-228.

Irzyowski, W., T. Rorat, and J. Jakubiec. 1996. Analysis of cold resistance in wild and cultivated potato species. Acta Physiol. Plant. 18 (3): 217-221.

Iwanaga, M., R. Freyre, and K. Watanabe. 1991. Breaking the crossability barriers between disomic tetraploid *Solanum acaule* and tetrasomic tetraploid *S. tuberosum*. Euphytica 52: 183-191.

Jackson, S. A. and R. E. Hanneman, Jr. 1999. crossability between cultivated and wild tuber- and non-tuber-bearing Solanums. Euphytica 109: 51-67.

Jacobsen, E. and H. J. Schouten. 2008. Cisgenesis, a new tool for traditional plant breeding, should be exempted from the regulation on genetically modified organisms in a step by step approach. Potato Res. 51 (1): 75-88.

Jaffé, W. and M. Rojas. 1994. Transgenic potato tolerant to freezing. Biotechnology and Development Monitor No. 18. p. 10. The Internet.

Jansen, G., W. Flamme, K. Schüler, and M. Vandrey. 2001. Tuber and starch quality of wild and cultivated potato species and cultivars. Potato Res. 44: 137-146.

Jansky, S. 2006. Overcoming hybridization barriers in potato. Plant Breeding 125 (1): 1-12.

Jansky, S. and A. Hamernik. 2015. Rapid cycling of potato tuber generations by overcoming dormancy. Amer. J. Potato Res. 92 (1): 148-152.

Jansky, S., S. Austin-Phillips, and C. McCarthy. 1999. Colorado potato beetle resistance in somatic hybrids of diploid interspecific *Solanum* clones. HortScience 34 (5): 922-927.

Jansky, S. H. and D. I. Rouse. 2000. Identification of potato interspecific hybrids resistant to Verticillium wilt and determination of criteria for resistance assessment. Potato Res. 43: 239-251.

Jansky, S., D. I. Rouse, and P. J. Kauth. 2004. Interitance of resistance to *Verticillium dahliae* in diploid interspecific potato hybrids. Plant Dis. 88: 1075-1078.

Jansky, S. H., A. Hamernik, and P. C. Bethke. 2011. Germplasm release: tetraploid clones with resistance to cold-induced sweetening. Amer. J. Potato Res. 88 (3): 218-225.

Janssen, G. J. W. 1997. Resistance to root-knot nematodes, *Meloidogyne* spp. in potato. Thesis, Landbouwuniversiteit Wageningen (Wageningen Agricultural University), Wageningen, Netherlands. 111 p. c.a. Plant Breeding Abst. 67: Abst. 8390; 1997.

Janssen, R., J. Bakker, and F. J. Gommers. 1991. Mendelian proof for a gene-for-gene relationship between virulence of *Globodera rostochiensis* and the H_1 resistance gene in *Solanum tuberosum* ssp. *andigena* CPC 1673. Revue Nématol. 14 (2): 213-219.

Janssen, G. J. W., A. van Norel, B. Verkerk-Bakker, and R. Janssen. 1996. Resistance to *Meloidogyne chitwoodi*, *M. fallax* and *M. hapla* in wild tuber-bearing *Solanum* spp. Euphytica 92: 287-294.

Jaworski, C. A., R. E. Webb, R. W. Goth, and S. C. Phatak. 1980. Relative resistance of potato cultivars to bacterial wilt. Amer. Potato J. 57: 159-165.

Jellis, G. J. 1992. Multiple resistance to diseases and pests in potato. Euphytica 63: 51-58.

Jellis, G. J. and D. E. Richardson (eds). 1987. The production of new potato varieties: technological advances, Cambridge Univ. Pr., Cambridge. 358 p.

Jo, K. R., R. G. F. Visser, E. Jacobsen, and J. H. Vossen. 2015. Characterization of the late blight resistance in potato differential MaR9 reveals a qualitative resistance gene, R9a, residing in a cluster of $Tm2^2$ homologs on chromosome IX. Theor. Appl. Gen. 128 (5): 931-941.

Jones, R. W. and I. Simko. 2005. Resistance to late blight and other fungi. Ch. 15 in: M. K. Razdan and A. K. Mattoo (eds.). Genetic improvement of solanaceous crops. Vol. 1. Potato. Sci. Pub., Inc., Enfield, NH.

Jong, H. de and V. J. Burns. 1993. Inheritance of tuber shape in cultivated diploid potatoes. Amer. Potato J. 70 (3): 267-283.

Jung, C. S. et al. 2009. The potato developer (D) locus encodes an R2R3 MYB transcription factor that regulates excpression of multiple anthocyanin structural genes in tuber skin. Theor. Appl. Gen. 120 (1): 45-57.

Kaczmarczyk, A., V. M. Rokka, and E. R. J. Keller. Potato shoot tip cryopreservation: a review. Potato Res. 54: 45-79.

Kang, Y. L., L. Q. Xiu, D. S. Wang, and W. F. Pang. 1995. Selection of potato varieties/strains adapted in saline/sodic soils. Acta Hort. No. 402: 249-252.

Karp, A. 1990. Somaclonal variation in potato, pp. 379-399. In: Y. P. S. Bajaj (ed.). Biotechnology in agriculture and forestry. Vol. 11. Somaclonal variation in crop improvement I. Springer-Verlag, Berlin.

Kasai, K. et al. 2000. Development of SCAR markers to the PVY resistance gene Ry_{adg} based on a common feature of plant disease resistance genes. Genome 43(1): 1-8.

Kawchuk, L. M. and D. Prüfer. 1999. Molecular strategies for engineering resistance to potato viruses. Canad. J. Plant Pathol. 21 (3): 231-247.

Khu, D. M., J. Lorenzen, C. A. Hackett, and S. L. Love. 2008. Interval mapping of quantitative trait loci for corky ringspot disease resistance in a tetraploid population of potato (*Solanum tuberosum* subsp. *tuberosum*) Amer. J. Potato Res. 85 (5): 387.

Kiraly, Z., Z. Klement, F. Solymosy and J. Voros. 1974. Methods in plant pathology with special reference to breeding for disease resistance. Elsevier Sci. Pub. Co., London. 509 p.

Kirui, G. K. et al. 2009. Glycoalkaloid content of some superior potato (*Solanum tuberosum* L) clones and commercial cultivars. Arch. Phytopathol. Plant Prot. 42 (5): 453-463.

Kiszonas, A. M. and J. B. Bamberg. 2010. Survey of tuber pH variation in potato (*Solanum*) species. Amer. J. Potato Res. 87 (2): 167-176.

Kondo, T. et al. 1996. Restricted virus multiplication in May Queen potato plants transformed with the coat protein gene of potato leaf roll luteovirus. J. Fac. Agr., Hokkaido Univ. 67 (1): 1-13.

Korgan, S. et al. 2011. *Solanum tarijense* reaction to *Phytophthora infestans* and the role of plant defence molecules. Plant Breeding 130: 231-236.

Kreike, C. M. et al. 1993. Mapping of loci involved in quantitatively inherited resistance to the potato cyst-nematode *Globodera rostochiensis* pathotype Ro1. Theo. Appl. Gen. 87 (4): 464-470.

Kriel, C. J., S. H. Jansky, N. C. Gudmestad, and D. H. Ronis. 1995. Immunity to *Clavibacter michiganensis* subsp. *sepedonicus*: inheritance of immunity in *Solanum acaule*. Euphytica 82: 133-139.

Kriel, C. J., S. H. Jansky, N. C. Gudmestad, and D. H. Ronis. 1995a. Immunity to *Clavibacter michiganensis* subsp. *sepdonicus*: screening of exotic *Solanum* species. Euphytica 82: 125-132.

Kuhl, J. C., K. Zarka, J. Coombs, W. W. Krik, and D. S. Douches. 2007. Late blight resistance of RB transgenic potato lines. J. Amer. Soc. Hort. Sci. 132.

Kuhl, J. C. et al. 2016. Development of molecular markers closely linked to the potato leafroll virus resistance gene, Rlr_{etb}, for use in marker-assisted selection. Amer. J. Potato Res. 93 (3): 203-212.

Kumar, A. 1994. Somaclonal variation, pp. 197-212. In: J. E. Bradshaw and G. R. Mackay (eds.). Potato genetics. CAB International, Wallingford, UK.

Kumar, R., G. S. Kang, and S. K. Pandey. 2006. Induction of fertile flowers in potato (*Solanum tuberosum* L.) by silver thiosulphate anionic complex. Euphytica 149 (1-2): 27-33.

Kumar, M. et al. 2010. Development of Bt transgenic potatoes for effective control of potato tuber moth by using cry1Ab gene regulated by GBSS promoter. Crop Prot. 29 (2): 121-127.

Kumar, A., S. Jansky, and D. Halterman. 2017. Potato stem cuttings to study *Verticillium dahliae* infection for resistance breeding and 'omics' studies. Amer. J. Potato Res. 94 (3): 270-274.

Kwon, M., Y. I. Hahm, K. Y. Shin, and Y. J. Ahn. 1999. Evaluation of various potato cultivars for resistance to wireworms (Coleoptera: Elateridae). Amer. J. Potato Res. 76 (5): 317-319.

Laferriere, L. T., J. P. Helgeson, and C. Allen. 1999. Fertile *Solanum tuberosum* + *S. commersonii* somatic hybrids as sources of resistance to bacterial wilt caused by *Ralstonia solanacearum*. Theo. Appl. Gen. 98 (8): 1272-1278.

Lai, A., V. Cianciolo, S. Chiavarini, and A. Sonnino. 2000. Effects of glandular trichomes on the development of *Phytophthora infestans* infection in potato (*S. tuberosum*). Euphytica 114: 165-174.

Lebecka, R. 2009. Inheritance of resistance in *solanum nigrum* to *phytophthora infestans*. Europ. J. Plant Pathol. 124 (2): 345-348.

Lees, A. K., M. J. de Maine, M.J. Nicolson, and J. E. Bradshaw. 2000. Long-day-adapted *Solanum phureja* as a source of resistance to blackleg caused by *Erwinia carotovora* subsp. *atroseptica*. Potato Res. 43: 279-285.

Levy, D. and R. E. Veilleux. 2007. Adaptation of potato to high temperature and salinity - a review. Amer. J. Potato Res. 84(6): 487-506.

Li, P. H. and A. Fennell. 1985. Potato frost hardiness. In: P. H. Li (ed). “Potato Physiology”; pp. 457-479. Academic Pr., N. Y.

Li, W. B., K. A. Zarka, D. S. Douches, J. J. Coombs, W. L. Pett, and E. J. Grafius. 1999. Coexpression of PVY^{o} coat protein and cryV-Bt genes in potato. J. Amer. Soc. Hort. Sci. 124 (3): 218-223.

Li, J. et al. 2018. Additve and QTLs underlying the dormancy in a diploid potato population across seven environments. Sci. Hort. 240: 578-584.

Lindstrom, O. M., D. J. Olson, and J. V. Carter. 1992. Degree of undercooling and injury of whole potato plants following exposure to -4°C for 6 or 12 hours. HortScience 27 (3): 244-246.

Liu, Z. and D. Halterman. 2009. Different genetic mechanisms control foliar and tuber resistance to *Phytophthora infestans* in wild potato *Solanum verrucosum*. Amer. J. Potato Res. 86 (6): 476-480.

Lorenzen, J. H. and N. F. Balbyshev. 1997. ND2858-1: a useful source of resistance to Colorado potato beetle. Amer. Potato J.74 (5): 331-335.

Love, L. T. P. Baker, A. Thompson-Johns, and B. K. Werner. 1996. Induced mutations for reduced tuber glycoalkaloid control in potatoes. Plant Breeding 115 (2): 119-122.

Love, S. L., A. Thompson-Johns, and B. K. Werner. 1996. Mutation breeding for improved internal quality and appearance in Russet Burbank. Amer. Potato J. 73 (4): 155-165.

Love, S. L., J. J. Pavek, A. Thompson-Johns, and W. Bohl. 1998. Breeding progress for potato chip quality in North American cultivars. Amer. Potato J. 75 (1): 27-36.

Love, S. L. et al. 2004. Stability of expression and concentration of ascorbic acid in North American potato germplasm. HortScience 39 (1): 156-160.

Luthra, S. K., J. K. Tiwari, M. Lal, P. Chandel, and V. Kumar. 2016. Breeding potential of potato somatic hybrids: evaluations for adaptability, tuber traits, late blight resistance, keeping quality and backcross (BC_1) progenies. Potato Res. 59 (4): 375-391.

Lynch, D. R., L. M. Kawchuk, J. Hachey, P. S. Bains, and R. J. Howard. 1997. Identification of a gene conferring high levels of resistance to *Verticillium* wilt in *Solanum chacoense*. Plant Dis. 81: 1011-1014.

Mackay, G. R. 2005. Propagation by traditional breeding methods. Chapter 3 in: M. K. Razdan and A. K. Mattoo (eds.). Genetic improvement of solanaceous crops. Vol.1. Potato. Science Pub., Inc., Enfield, NH.

Majeed, N., B. Javaid, F. Deeba, S. M. S. Naqvi, and D. S. Douches. 2018. Enhanced *Fusarium oxysporum* f. sp. *tuberosi* resistance in transgenic potato expressing a rice GLP superoxide dismutase gene. Amer. J. Potao Res. 95 (4): 383-394.

Malakar, R. and W. M. Tingey. 2000. Glandular trichomes of *Solanum berthaultii* and its hybrids with potato deter oviposition and impair growth of potato tuber moth. Entomologia Exp. App. 94 (3): 249-257.

Mambetova, S., W. W. Kik, N. Rosenzweig, and D. S. Douches. 2018. Characterizing of late bligh resistance potato breeding lines with the RB gene from *Solanum bulbocastanum*. Amer. J. Potato Res. 95 (5): 564-574.

Mansouri, S. M. et al. 2013. Screening of Iranian potato germplasm for resistance to the potato tuberworm *Phthorimaea operculella* (Lepidoptera: Gelechiidae). Amer. J. Potato Res. 90 (6): 533-540.

Marano, M. R., I. Malcuit, W. de Jong, and D. C. Baulcombe. 2002. High-resolution genetic maps of Nb, a gene that confers hybersensitive resistance to potato virus X in *Solanum tuberosum*. Theo. App. Gen. 105 (2/3): 192-200.

Marczewski, W., B. Flis, J. Syller, R. Schäfer-Pregl, and C. Gebhardt. 2001. A major quantitative trait locus for resistance to potato leafroll virus is located in a resistance hotspot on potato chromosome XI and is tightly linked to N-gene-like markers. Mol. Plant-Microbe Inter. 14 (12): 1420-1425.

Marczewski, W., A. Talarczyk, and J. Hennig. 2001. Development of SCAR markers linked to the Ns locus in potato. Plant Breeding 120 (1): 88-90.

Matsui, M., S. Monma, and K. Koyama. 1995. Screening of resistant plants in the genus *Solanum* to *Thrips palmi* Karny (Thysanoptera: Thripidae) and factors related to their resistance (In Japanese with

English summary). Bulletin of the National research Institute of Vegetables, Ornamental Plants and Tea. Series A: Vegetables and Ornamental Plants No. 10: 13-14. c.a. Plant Breeding Abstracts 66: Abst. 714; 1996.

Mayton, H. et al. 2010. Foliar and tuber late blight resistance in a *Solanum tuberosum* breeding population. Plant Breeding 129 (2): 197-201.

Mayton, H., G. Rauscher, I. Simko, and W. E. Fry. 2011. Evaluation of the $R_{Pi\text{-}ber}$ late blight resistance gene for tuber resistance in the field and laboratory. Plant Breed. 130: 464-468.

McGrath, J. M. et al. 2002. Introgression and stabilization of *Erwinia* tuber soft rot resistance into potato after somatic hybridization of *Solanum tuberosum* and *S. brevidens*. Am. J. Potato Res. 79: 19-24.

Meier, A., S. Jansky, and D. Halterman. 2015. Germplasm release: three potato clones incorporating combined resistance to early blight from *S. palustre* and late blight from *S. bulbocastanum* into a *S. tuberosum* background. Amer. J. Potato Res. 92 (3): 410-416.

Mendoza, H. A. and R. L. Sawyer. 1985. The breeding program at the international Potato Center (CIP). In G. E. Russell (ed.) “Progress in Plant Breeding, Vol. 1”, pp. 117-137. Butterworth & Co., London.

Menéndez, C. M. et al. 2002. Cold sweetening in diploid potato: mapping quantitative trait loci and candidate genes. Genetics 162: 1423-1434.

Micheletto, S., M. Andreoni, and M. A., Huarte. 1999. Vertical resistance to late blight in wild potato species from Argentina. Euphytica 110: 133-138.

Millam, S. and P. Davie. 2001. Somatic hybridization between *Solanum tuberosum* L. (Potato) and *Solanum phureja*, pp. 264-274. In: Nagata/Bajaj (eds). Biotechnology in Agriculture and Forestry. Vol. 49. Somatic hybridization in crop Improvement II. Springer-Verlag, Berlin.

Millam, S., L. A. Payne, and G. R. Mackay. 1995. The integration of protoplast fusion-derived material into a potato breeding programme – a review of progress and problems. Euphytica 85: 451-455.

Moloney, C. et al. 2010. Development of diagnostic markers for use in breeding potatoes resistant to *Globodera pallida* pathotype Pa2/3 using germplasm derived from *Solanum tuberosum* ssp. *andigena* CPC 2802. Theor. Appl. Gen. 120 (3): 679-689.

Monneveux, P., D. A. Ramirez, M. A. Khan, R. M. Raymundo, and H. Loayza. 2014. Drought and heat tolerance evaluation in potato (*Solanum tuberosum* L.). Potato Res. 57 (3-4): 225-247.

Mori, K. et al. 2012. Germplasm release: Saikai 35, a male and female ferile breeding line carrying *Solanum fureja*-derived cytoplasm and potato cyst nematode resistance (H1) and potato virus Y resistance (Rychc) genes. Amer. J. Potato Res. 89 (1): 63-72.

Morris, W. L., L. J. M. Ducreux, G. L. Bryan, and M. A. Taylor. 2008. Molecular dissection of sensory traits in the potato tuber. Amer. J. Potato Res. 85 (4): 286-297.

Murray, S. L., G. Thompson, A. Visser, and D. K. Berger. 2002. Transgenic potatoes (cv. Late Harvest) show increased tolerance to potato leafroll virus in greenhouse and field trials. South Afr. J. Sci. 98 (1/2): 97-101.

Muthoni, J., H. Shimelis, R. Melis, and Z. M. Kinyua. 2014. Response of potato genotypes to bacterial wilt caused by *Ralstonia Solanacearum* (Smith) Yabuuchi et al.) in the tropical highlands. Amer. J. Potato Res. 91 (2): 215-232.

Naess, S. K. et al. 2000. Resistance to late blight in *Solanum bullocastanum* is mapped to chromosome 8. Theor. App. Gen. 101 (5/6): 697-704.

Ngadze, E., D. Icishahayo, T. A. Coutinho, and J. E. van der Waals. 2012. Role of polyphenol oxidase, peroxidase, phenylanine ammonia lyase, chlorogenic acid, and total soluble phenols in resistance of potato to soft rot. Plant Dis. 96 (2): 186-192.

Nie, X. Z. 2008. Expression of potato virus A coat protein gene in a resistant potato cultivar disrupts the virus induced hypersensitive response. Canad. J. Plant Pathol. 30: 318-328.

Nitzan, N. et al. 2008. Resisatnce to root galling caused by the powdery scab pathogen *Spongospra subterranea* in potato. Plant Dis. 92 (12): 1643-1649.

Nitzan, N. et al. 2009. Field resistance to potato stem colonization by the black dot pathogen *Colletotrichum coccodes*. Plant Dis. 93 (11): 1116-1122.

Nitzan, N. et al. 2010. Genetic stability in potato germplasm for resistance to root galling caused by the pathogen *Spongospora subterranea*. Am. J. Potato Res. 87: 497-501.

Nitzan, N., R. A. Quick, W. D. Hutson, J. Bamberg, and C. R. Brown. 2010. Partial resistance to potato black dot, caused by *Colletotrichum*

coccodes in *Solanum tuberosum* group Andigena. Am. J. Potato Res. 87: 502-508.

Nouri-Ellouz, O. et al. 2016. Somatic hybrids between potato and *S. berthaultii* show partial resistance to soil-borne fungi and potato virus Y. J. Phytopathol. 164 (7-8): 485-496.

Nowicki, M., M. R. Foolad, M. Nowakowska, and E. U. Kozik. 2012. Potato and tomato late blight caused by *Phytophthora infestans*: an overview of pathology and resistance breeding. Plant Dis. 96 (1): 4-17.

Novy, R. G., A. Nasruddin, D. W. Ragsdale, and E. B. Radcliffe. 2002 Genetic resistances to potato leafroll virus, potato virus Y, and green peach aphid in progeny of *Solanum etuberosum*. Amer. J. Potato Res. 79: 9-18.

Novy, R. G. et al. 2017. Payette Russet: a dual-puropse potato cultivar with cold-sweeting resistance low acrylamide formation and resistance to late blight and potato virus Y. Amer. J. Potato Res. 94 (1): 38-53.

Nyman, M. and S. Waara. 1997. Characterization of somatic hybrids between *Solanum tuberosum* and its frost-tolerant relative *Solanum commersonii*. Theo. Appl. Gen. 95 (7): 1127-1132.

Nzaramba, M. N. et al. 2013. Relationships among antioxidant activity, total phenolic content and specific gravity in several potato (*Solanum tuberosum* L.) cultivars growing in different environments. Amer. J. Potato Res. 90 (6): 541-550.

Obidiegwu, J. E., K. Flath, and C. Gebhardt. 2014. Managing potato wart: a review of present research status and future prespective. Theor. Appl. Genet. 127: 763-780.

O'Brien, V. J. and S. S. Leach. 1983. Investigations into the mode of resistance of potato tubers to *Fusarium roseum* "Sambucinum". Amer. Potato. J. 60: 227.

Odibekov, F., U. Carlson-Nilsson, and E. Liljeroth. 2014. Phenotyping early blight resistance in potato cultivars and breeding clones. Euphytica 197 (1): 87-97.

Ohki, T., S. Sano, A. Asano, T. Nakayama, and T. Maoka. 2018. Effect of temperature on resistance to potato virus Y in potato cultivars carrying the resistance gene Ry_{chc}. Plant Pathol. 67 (7).

Okamoto, D., S. V. S. Nielsen, M. Albrechtsen, and B. Borkhardt. 1996. General resistance against potato virus Y introduced into a commercial potato cultivar by genetic transformation with PVY^N coat protein gene. Potato Res. 39 (3): 271-282.

Oltmans, S. and R. G. Novy. 2002. Identification of potato (*Solanum tuberosum* L.) haploid × wild species hybrids with the capacity to cold-chip. Amer. J. Potato Res. 79: 263-268.

Oosumi, T. et al. 2009. Gene Rpi-bt1 from *Solanum bulbocastanum* confers resistance to late blight in transgenic potatoes. Amer. J. Potato Res. 86 (6): 456-465.

Opena, R. T. 1990. Genetics and breeding of potato with special reference to some breeding problems in developing countries. The Internet.

Ortiz, R. 1998. Poato breeding via ploidy manipulations. Plant Breeding Rev. 16: 15-86.

Ortiz, R. 2001. The state of the use of potato genetic diversity, pp. 181-200. In: H. D. Cooper et al. (eds). Broadening the genetic base of crop production. CABI Publishing, Wallingford, UK.

Ortiz, R., M. Iwanaga, K. V. Raman, and M. Palacios. 1990. Breeding for resistance to potato tuber moth, *Phthorimaea operculella* (Zeller), in diploid potatoes. Euphytica 50: 119-125.

Ortiz, R., J. Franco, and M. Iwanaga. 1997. Transfer of resistance to potato cyst nematode (*Globodera pallida*) into cultivated potato *Solanum tuberosum* through first division restitution 2n pollen. Euphytica 96: 339-344.

Painter, R. H. 1951. Insect resistance in crop plants. Univ. Press of Kanas, Lawrence. 520 p.

Palta, J. P. 1992. Mechanisms for obtaining freezing stress resistance in herbaceous plants, pp. 219-250 In: H. T. Stalker and J. P. Murphy (eds.). Plant breeding in the 1990s. CAB International, Wallingford, UK.

Parfitt, D. E. and S. J. Peloquin. 1981. The genetic basis for tuber greening in 24-chromosome potatoes. Amer. Potato J. 58: 299-304.

Park, T. H. and J. D. G. Jones. 2009. A new resistance gene to powdery mildew identified in *Solanum neorossii* has been localized on the short arm of potato chromosome 6. Euphytica 166 (3): 331-339.

Park, T. H., V. G. A. A. Vleeshouwers, E. Jacobsen, E. van der Vossen, and R. G. F. Visser. 2009. Molecular breeding for resistance to

Phytophthora infestans (Mont.) de Bary in potato (*Solanum tuberosum* L.): a prespective of cisgenesis. Plant Breeding 128: 109-117.

Park, J., H. Yang, W. S. De Jong, and X. Wang. 2018. An evaluation of two H1-linked markers and their suitability for selecting *Globodera rostochiensis* resistant potatoes in the New York breeding program. Amer. J. Potato Res. 95 (2): 170-177.

Parrella, G. and T. Cardi. 1999. Transfer of a new PVX resistance gene from *Solanum commersonii* to *S. tuberosum* through somatic hybridization. J. Gen. Breeding 53 (4): 359-362.

Pavek, J. J. and D. L. Corsini. 1994. Inheritance of resistance to warm-growing-season fungal diseases, pp. 403-409. In: J. E. Bradshaw and G. R. Mackay. Potato genetics. CAB International, Wallingford, UK.

Pavek, J. J. and D. L. Corsini. 2001. Utilization of potato genetic resources in variety development. Amer. J. Potato Res. 78: 433-441.

Pelletier, Y., C. Clark, and G. C. Tai. 2001. Resistance of three wild tuber-bearing potatoes to the Colorado potato beetle. Entomologia Experimentalis et Applicata 100 (1): 31-41.

Peloquin, S. J. and R. Ortiz. 1992. Techniques for introgressing unadapted germplasm to breeding populations, pp. 485-507. In: H. T. Stalker and J. P. Murphy (eds.). Plant breeding in the 1990s. CAB International, Wallingford, UK.

Pérez, W., M. Nahui, D. Ellis, and G. A. Forbes. 2014. Wide phenotypic diversity for resistance to *Phytophthora infestans* found in potato landraces from Peru. Plant Dis. 98 (11): 1530-1533.

Perla, V., S. S. Jayanty, D. G. Holm, and R. D. Davidson. 2014. Relationship between tuber storage proteins and tuber powdery scab resistance in potato. Amer. J. Potato Res. 91 (3): 233-245.

Peters, R. D. and A. V. Sturz. 2001. A rapid technique for the evaluation of potato germplasm for susceptibility to pink rot. Plant Dis. 85: 833-837.

Phillips, M. S. 1994. Inheritance of resistance to nematodes, pp.319-337. In: J. E. Bradshaw and G. R. Mackay. Potato genetics. CAB International, Wallingford, UK.

Pillari, S. S., D. A. Navarre, and J. Bamberg. 2013. Analysis of polyphenols, anthocyanins and carotenoids in tubers from *Solanum tuberosum* Group Phureja, Stenotomum and Andigena. Amer. J. Potato Res. 90 (5): 440-450.

Plaisted, R. L. 1966. Methods of breeding potatoes for factors affecting processing quality, pp. 103-123. In: Campbell Institute for Agricultural Research. Proceedings of plant science symposium. Camden, N. J.

Plaisted, R. L., W. M. Tingey, and J. C. Steffens. 1992. The germplasm release of NYL235-4, a clone with resistance to the Colorado potato beetle. Amer. Potato J. 69 (12): 843-846.

Plaisted, R. L. et al. 1994. Potato improvement by traditional breeding and opportunities for new technologies, pp. 1-20. In: W. R. Belknap, M. E. Vayda, and W. D. Park (eds.). The molecular and cellular biology of the potato: CAB International, Wallingford, UK.

Poehlman, J. M. and D. A. Sleper. 1995. Breeding field crops. (4th ed.). Iowa Stat University Press, Ames. 494 p.

Pompon, J., D. Quiring, P. Giordanengo, and Y. Palletier. 2010. Characterization of *Solanum chomatophilum* resistance to 2 aphid potato pests, *Macrosiphum euphorbiae* (Thonas) and *Myzus persicae* (Sulzer). Crop Prot. 29 (8): 891-897.

Potato Association of America. 2006. Potato Association of America handbook. Commercial potato production in North America. The Internet.

Qkamura, M. 1994. Pomato: potato protoplast system and somatic hybridization between potato and a wild tomato, pp. 209-223. In: Y. P. S. Bajaj (ed.). Biotechnology in Agriculture and Forestry. Somatic Hybridization in Crop Improvement I. Springer, Berlin.

Quemada, H. et al. 2010. Safety evaluations of the Cry1Ia1 protein found in the transgenic potato 'Spunta G2'. J. Amer. Soc. Hort. Sci. 135: 325-332.

Radcliffe, E. B. and F. I. Lauer. 1966. A survey of aphid resistance in the tuber-bearing *Solanum* (Toum.) L. species. Univ. Minn. Agr. Exp. Sta. Tech. Bul. 253. 23 p.

Rahimi, F. R. and C. D. Carter. 1989. Prevention of flower abscission after pollination in *Solanum tuberosum* cv. Katahdin. Amer. Potato J. 66: 47-51.

Ramakrishnan, A. P., C. E. Ritland, R. H. B. Sevillano, and A. Riseman. 2015. Review of potato molecular markers to enhance trait selection. Amer. J. Potato Res. 92 (4): 455-472.

Raman, K. V., A. M. Golmirzaie, M. Palacios, and J. Tenorio, pp. 447-463. In: J. E. Bradshaw and G. R. Mackay. Potato genetics. CAB International, Bradfield, UK.

Ranalli, P., M. di Candilo, and M. Bagatta, 1997. Drought tolerance screening for potato improvement. Plant Breeding 116 (3): 290-292.

Rangarajan, A., A. R. Miller, and R. E. Veilleux. 2000. Leptine glycoalkaloids reduce feeding by Colorado potato beetle in diploid *Solanum* sp. hybrids. J. Amer. Soc. Hort. Sci. 125 (6): 689-693.

Razdan, M. K. and A. K. Mattoo (eds). 2005. Genetic improvement of solanaceous crops Vol. 1. Potato. Science Publishers, Inc., Enfield, NH. 451 p.

Revelo, J., S. Garcés, and J. Andrade. 1997. Identification of sources of horizontal resistance to *Phytophthora infestans* free of major genes. CIP Circular 22/23 (3/1): 14-17.

Reynolds, M. P. and E. E. Ewing. 1989. Heat tolerance in tuber bearing *Solanum* species: a protocol for screening. Amer. Potato. J. 66: 63-74.

Richardson, D. G. and G. J. Weisier. 1972. Foliage frost resistance in tuber-bearing solanums. HortScience 7: 19-22.

Ritter, E. 2009. Utilization of SSR and cDNA markers for screening known QTL for late blight (*Phytophthora infestans*) resistance in potato. Euphytica 170 (1/2): 77-86.

Rodriguez, D. A., G. A. Secor, N. C. Gundmestad, and K. Grafton. 1995. Screening tuber-bearing *Solanum* species for resistance to *Helminthosporium solani*. Amer. Potato J. 72 (11): 669-679.

Rodriguez, N. V. et al. 2007. *In vitro* and *ex vitro* selection of potato plantlets for resistance to early blight. J. Phytopathol. 155 (10): 582-586.

Romano, E. et al. 2001. Extreme resistance to two Brazilian strains of potato virus Y (PVY) in transgenic potato, cv. Achat, expressing the PVY^{o} coat protein. Hort. Brasileira 19 (2): 118-122.

Rondon, S. E., C. R. Brown, and R. Marchosky. 2013. Screening for resistance of potato lines to the potato tuberworm, *Phthorimaea operculella* (Zeller) (Lepidoptera: Gelechiidae). Amer. J. Potato Res. 90 (1): 71-82.

Ross, H. 1980. Wild species and primitive cultivars as ancestors of potato varieties. In A. C. Zeven and A. M. van Harten (ed.). "Broadening the Genetic Base of Crops", pp. 237-254. Centre for Arg. Pub. & Doc., Wageningen.

Rowley, J. S., S. M. Gray, and A. V. Karasev. 2015. Screening potato cultivars for new sources of resistance to potato virus Y. Amer. J. Potato Res. 92 (1): 38-48.

Russell, G. E. 1978. Plant breeding for pest and disease resistance. Butterworths, London. 485 p.

Sabba, R. P. and B. B. Dean. 1996. Effect of cold storage on proteinase and chorismate mutase activities in *Solanum tuberosum* L. genotypes differing in blackspot susceptibility. Amer. Potato J. 73 (3): 113-122.

Sabbah, S. and M. Tal. 1995. Salt tolerance in *Solanum kurzianum* and *S. tuberosum* cvs Alpha and Russet Burbank. Potato Res. 38 (3) 319-330.

Sagredo, B., N. Balbyshev, A. Lafta, H. Casper, and J. Lorenzen. 2009. A QTL that confers resistance to Colorado potato beetle (*Leptinotarsa decemlineata* [Say] in tetraploid potato, populations segregating for leptine. Theo. App. Gen. 119 (7): 1171-1181.

Sanford, L. L., K. L. Deahl, S. L. Sinden, and T. L. Ladd. 1992. Glycoalkaloid contents in *Solanum tuberosum* populations selected for potato leafhopper resistance. Amer. Potato J. 69 (11): 693-703.

Santa Cruz, J. H., K. G. Haynes, and B. J. Christ. 2009. Effects of one cycle of recurrent selection for early blight resistance in a diploid hybrid *Solanum phureja-S stenotomum* population. Amer. J. Potato Res. 86 (6): 490-498.

Sato, M., K. Nishikawa, K. Komura, and K. Hosaka. 2006. Potato virus Y resistance gene, Ry_{chc}, mapped to the distal end of potato chromosome 9. Euphytica 149 (3): 367-372.

Schäfer-Menuhr, A., E. Müller, and G. Mix-Wagner. 1996. The use of crypreservation as routine method for the preservation of old potato varieties. (In German with English summary). Landbauforschung Völkenrode 46 (2): 65-75. c.a. Plant Breeding Abst. 67: Abst. 6088; 1997.

Schultz, L. et al. 2012. Evaluation and implementation of a potential diagnostic molecular marker for H1-conferred potato cyst nematode resistance in potato (*Solanum tuberosum* L.). Plant Breeding 131: 315-321.

Serrano, C. et al. 2000. Expression of the chicken lysozyme gene in potato enhances resistance to infection by *Erwinia carotovora* subsp. *atroseptica*. 77 (3): 191-199.

Shaterian, J., D. R. Waterer, H. de Jong, and K. K. Tanino. 2008. Methodologies and traits for evaluating the salt tolerance in diploid potato clones. Amer. J. Potato Res. 85 (2): 93-100.

Simko, I. and K. G. Haynes. 2017. Maturity-adjusted resistance of potato (*Solanum tuberosum* L.) cultivars to verticillium wilt caused by *Verticillium dahliae*. Amer. J. Potato Res. 94 (2): 173-177.

Singh, B. D. 1993. Plant breeding: principlas and methods. Kaylani Publishers, Ludhiana, New Delhi. 896 p.

Sim, S. K., S. M. Ohmann, and C. B. S. Tong. 1997: Comparison of polyphenol oxidase in tubers of *Solanum tuberosum* and the non-browning tubers of *S. hjertingii*. Amer. Potato J. 74 (1): 1-13.

Simmonds, N. W. 1976. Potatoes. In N. W. Simmonds (ed.). "Evolution of Crop Plants", pp. 279-283. Longman. London.

Skrabule, I., R. Muceniece, and I. Kirhnere. 2013. Evaluation of vitamins and glycoalkaloids in potato genotypes grown under organic and conventional farming systems. Potato Res. 56 (4): 259-276.

Slater, A. T. et al. 2014. Improving breeding efficiency in potato using molecular and quantitative genetics. Theor. App. Gen. 127 (11): 2279-2292.

Sliwka, J. et al. 2012. A resistance gene against late blight originating from *Solanum* × *michoacanum* maps to chromosome VII. Theor. Appl. Genet. 124: 397-406.

Sliwka, J., I. Wasilewicz-Flis, J. Jakuczun, and C. Gebhardt. 2008 Tagging quantitative trait loci for dormancy, tuber shape, regularity of tuber shape, eye depth and flesh colour in diploid potato originated from six *Solanum* species. Plant Breeding 127 (1): 49-55.

Smith, O. 1968. Potatoes: production, storing, processing. Avi. Pub. Co., Ine., Westport, Conn. 642 p.

Sneep, J. and A. J. T. Hendriksen. (eds) and O. Holbek (Coed.). 1979. Plant breeding perspectives. Centre for Agr. Pub and Doc., Wageningen. 435 p.

Solomon-Blackburn, R. M. and H Barker. 2001a. A review of host major-gene resistance to potato viruses X, Y, A and V in potato: genes, genetics and mapped locations. Heredity 86 (1): 8-16.

Solomon-Blackburn, R. M. and H. Barker. 2001. Breeding virus resistant potatoes (*solanum tuberosum*): a review of traditional and molecular approaches. Heredity 86 (1): 17-35.

Song, Y. S. and A. Schwarzfischer. 2008. Development of STS markers for selection of extreme resistance (Ry_{sto}) to PVY and maternal pedigree analysis of extremely resistant cultivars. Amer. J. Potato Res. 85 (2): 159-170.

Spence, N. J. 1997. The molecular genetics of plant-virus interactions, pp. 347-357. In: I. R. Crute, E. B. Holub, and J. J. Burdon (eds.). The gene-for-gene relationship in plant-parasite interactions. CAB International, Wallingford, UK.

Stark, J. C., J. Pavek, and I. R. McCann. 1991. Using canopy temperature measurements to evaluate drought tolerance of potato genotypes. J. Amer. Soc. Hort. Sci. 116: 412-415.

Starr, J. L., R. Cook, and J. Bridge. 2002. Plant resistance to parasitic nematodes. CABI Publishing, Wallingford, UK.

Stevenson, F. J. and C. F. Calrk. 1937. Breeding and genetics in potato improvement. In United States Department of Agriculture "1937 Yearbook of Agriculture: Better Plants and Animals II", pp. 405-444. Wash., D. C.

Stewart, H. E., J. E. Bradshaw, and R. L. Wastle. 1994. Correlation between resistance to late blight and tubers in potato clones from parents of contrasting resistance. Potato Res. 37 (4): 429-434.

Sudha, R, et al. 2016. Identification of potato cyst nematode resistant genotypes using molecular markers. Sci. Hort. 198: 21-26.

Swiezyński, K. M. 1994. Inheritance of resistance to viruses, pp. 339-363. In: J. E. Bradshaw and G. R. Mackay. Potato genetics. CAB International, Wallingford, UK.

Swiezynski, K. M. and E. Zimnoch-Guzowska. 2001. Breeding potato cultivars with tubers resistant to *Phytophthora infestans*. Potato Res. 44 (1): 97-117.

Szajko, K. et al. 2008. The novel gene Ny-1 on potato chromosome IX confers hypersensitive resistance to potato virus Y and is alternative to Ry genes in potato breeding to PVY resistance. Theo. Appl. Gen. 116 (2).

Szajko, K. et al. 2019. A comparative proteomic analysis of the PVY-induced hypersensitive response in leaves of potato (*Solanum tuberosum* L.) plants that differ in Ny-1 gene dosage. Europ. J. Plant Pathol. 153 (2): 385-396.

Tai, H. H. 2015. Colorado potato beetle resistance in *Solanum oplocense* × *Solanum tuberosum* intercross hybrids and metabolite markers for selection. Amer. J. Potato Res. 92 (6): 684-696.

Tan, M. Y. A. et al. 2009. $GpaXI_{tar}^{I}$ originating from *Solanum tarijense* is a major resistance locus to *Globodera pallida* and is localised on chromosome 11 of potato. Theo. Appl. Gen. 119 (8): 1477-1487.

Tan, M. Y. A., R. C. B. Hutten, R. G. F. Visser, and H. J. van Eck. 2010. The effect of Pyramiding *Phytophthora infestans* resistance genes $R_{Pi\text{-}mcd1}$ and $R_{Pi\text{-}ber}$ in potato. Theor. Appl. Gen. 121 (1): 117-125.

Tarn, T. R., G. C. C. Tai, H. De Jong, A. M. Murphy, and J. E. A. Seabrook. 1992. Breeding potatoes for long-day, temperate climates. Plant Breeding Reviews 9: 217-332.

Tegg, R. S. et al. 2013. Somaclonal selection in potato for resistance to common scab provides concurrent resistance to powdery scab. Plant Pathol. 62: 922-931.

Thangavel, T., R. S. Tegg, and C. R. Wilson. 2016. Toughing it out – disease resistant potato mutants have enhanced tuber skin defenses. Phytopathology 106 (5): 474-483.

Thieme, T. and R. Thieme. 1998. Evaluation of resistance to potato virus Y (PVY) in wild species and potato breeding clones of the genus *Solanum*. Aspects of Appl. Biol. No. 52: 355-359.

Thieme, R. and T. Thieme. 2005. Resistance to viruses. Ch. 13 in M. K. Razdan and A. K. Mattoo (eds.). Genetic improvement of solanaceous crops. Vol. 1. Potato. Science Pub., Inc., Engield, NH.

Thill, C. A. and S. J. Peloquin. 1995. A breeding method for accelerated development of cold chipping clones in potato. Euphytica 84: 73-80.

Thomas, P. E., W.K. Kaniewski, and E. C. Lawson. 1977. Reduced field spread of potato leafroll virus in potatoes transformed with the potato leafroll coat protein gene. Plant Dis. 81: 1447-1453.

Thomas, P. E., E. C. Lawson, J. C. Zalewski, G. L. Reed, and W. K. Kaniewski. 2000. Extreme resistance to potato leafroll virus in potato cv. Russet Burbank mediated by the viral replicase gene. Virus Res. 71 (1/2): 49-62.

Thompson, P. G., F. L. Haynes, and R. H. Moll. 1980. Estimation of genetic variance components and heritability for tuber dormancy in diploid potatoes. Amer. Potato J. 57: 39-46.

Thompson, P. G., H. A. Mendoza, and R. L. Plaisted 1983. Estimation of genetic parameters for characters related to potato propagation by true seed (TPS) in an Andigena population. Amer. Potato J. 60: 393.

Thurston, H. D. 1971. Relationship of general resistance: late blight of potato. Phytopathology 61: 620-626.

Tiwari, J. K. et al. 2013. Molecular markers for late blight resistance breeding of potato: an update. Plant Breeding 132 (3): 237-245.

Tomczyńska et al. 2014. A locus conferring effective late blight resistance in potato cultivar Sárpo Mira maps to chromosome XI. Theor. Appl. Gen. 127 (3): 647-657.

Tomita, K. I. and R. Fujita. 2018. Induction of potato variants with enhanced resistance to common scab disease via cell culture is applicable to cultivar developed in Japan, but the effect of using the phytotoxin A is restrictive. Breeding Sci. 68 (5): 629-638.

Topbjerg, H. B. et al. 2014. Physiological factors affecting intrinsic water use efficiency of potato clones within a dihaploid mapping population under well-watered and drought-stressed conditions. Sci. Hort. 178: 61-69.

Torres, H., M. A. Pacheco, and E. R. French. 1995. Resistance of potato to powdery scab (*Spongospora subterranea*) under Andean field conditions. Amer. Potato J. 72 (6): 355- 363.

Towill, L. E. 1982. Low temperature (-196℃) storage of true seed from the tuber-bearing *Solanum* species. Amer. Potato J. 59: 141-147.

Tung, P. X., J. G. T. Hermsen, P. vander Zaag, and P. E. Schmiediche. 1993. Inheritance of resistance to *Pseudomonas solanacearum* E. F. Smith in tetraploid potato. Plant Breeding 111 (1): 23-30.

Tung, P. X., P. vander Zaag, C. Li, and W. Tang. 2018. Combining ability for foliar resistance to late blight [*Phytophthora infestans* (Mont.) de Bary] of potato cultivars with different levels of resistance. Amer. J. Potato. Res. 95 (6): 670-678.

Urwin, P. E., K. M. Troth, E. I. Zubko, and H. J. Atkinson. 2001. Effective transgenic resistance to *Globodera pallida* in potato field trials. Mol. Breeding 8 (1): 95-101.

Umaerus, V. and M. Umaerus. 1994. Inheritance of resistance to late bligh, pp. 365-401. In: J. E. Bradshaw and G. R. Mackay. Potato genetics. CAB International, Wallingford, UK.

Valcarcel, J., K. Reilly, M. Gaffney, and N. M. O'Brien. 2015. Antiodxidant activity, total phenolic and total flavonoid content in sixty varieties of potato (*Solanum tuberosum* L.) grown in Ireland. Potato Res. 58 (3): 221-244.

Valcarcel, J., K. Reilly, M. Gaffney, and N. O'Brien. 2015. Total carotenoids and L-ascorbic acid content in 60 varieties of potato (*Solanum tuberosum* L.) grown in Ireland. Potato Res. 58 (1): 29-41.

Valcarcel, J., K. Reilly, M. Gaffney, and N. M. O'Brien. 2016. Levels of potential bioactive compounds including carotenoids, vitamin C and phenolic compounds, and expression of their cognate biosynthetic

genes vary significantly in different varieties of potato (*Solanum tuberosum* L.) grown under uniform cultural conditions. J. Sci. Food Agr. 96 (3): 1018-1026.

Valkonen, J. P. T., E. Pehu, M. G. K. Jones, and R. W. Gibson. 1991. Resistance in *Solanum brevidens* to both potato virus Y and potato virus X may be associated with slow cell-to-cell spread. J. Gen. Virol. 72 (2): 231-236.

Valkonen, J. P. T., S. A. Slack, R. L. Plaisted, and K. N. Watanabe. 1994. Extreme resistance is epistatic to hypersensitive resistance to potato virus Y^o in a *Solanum tuberosum* subsp. *andigena*-derived potato genotype. Plant Dis. 78 (12):1177-1180.

Valkonen, J. P. T., Y. S. Xu, V. M. Rokka, S. Pulli, and E. Pehu. 1994. Transfer of resistance to potato leafroll virus, potato virus Y and potato virus X from *Solanum brevidens* to *S. tuberosum* through symmetric and designed asymmetric somatic hybridization. Ann. Appl. Biol. 124 (2): 351-362.

Valkonen, J. P. T., M. Keskitalo, T. Vasara, and L. Pietila. 1996. Potato glycoalkaloids: a burden or a blessing? Critcal Rev. Plant Sci. 15 (1): 1-20.

Vallejo, R. L., W. W. Collins, and R. H. Moll. 1994a. Inheritance of A and B glandular trichome density and polyphenol oxidase activity in diploid potatoes. J. Amer. Soc. Hort. Sci. 119 (4): 829-832.

Vallejo, R. L., W. W. Collins, and R. D. Schiavone. 1994b. Genetics and incorporation of glandular trichomes and polyphenol oxidase activity

into an advanced *Solanum phurija-S. stenotomum* diploid potato population. J. Amer. Soc. Hort. Sci. 119 (4): 824-828.

Van Dam, J., I. Levin, P. C. Struik, and D. Levy. 1999 Genetic characterisation of tetraploid potato (*Solanum tuberosum* L.) emphasing genetic control of total glycoalkaloid content in tubers. Euphytica 110: 67-76.

Van der Voort, J. R. 1998. A QTL for broad-spectrum resistance to cyst nematode species (*Globodera* spp.) maps to a resistance gene cluster in potato. Theo. Appl. Gen. 96 (5): 654-661.

Van der Voort, J. N. A. M. R. et al. 1999. Development of a PCR-based selection assay for root-knot nematode resistance (Rmc1) by a comparative analysis of the *Solanum bulbocastanum* and *S. tuberosum* genome. Euphytica 106: 187-195.

Van der Voort, J. R. et al. 1999. Tight physical linkage of the nematode resistance gene Gpa2 and the virus resistance gene Rx on a single segement introgressed from the wild species *Solanum tuberosum* subsp. *andigena* CPC 1693 into cultivated potato. Mol. Plant-Microbe Interactions 12 (3): 197-206.

Van Everdink, W. J., L. J. Drenth-Diephuis, M. J. Tempelaar, and L. P. Pijnacker. 1994. Somatic hybridization between *Solanum tuberosum* and *Nicotiana plumbaginifolia*, pp. 196-208. In: Y. P. S. Bajaj (ed). Biotechnology in Agriculture and Forestry. Vol. 27. Somatic Hbridization in crop improvement I. Sprimger-Verlag, Berlin.

Vayda. M. E. 1994. Environmental stress and its impact on potato yield, pp. 239-261. In: J. E. Bradshaw and G. R. Mackay (eds.). Potato genetics. CAB International, Wallingford.

Vega, S. E. and J. B. Bamberg. 1995. Screening the U. S. potato collection for frost hardiness. Amer. Potato J. 72 (1): 13-21.

Vega, S. E., J. P. Palta, and J. B. Bamberg. 2000. Variability in the rate of cold acclimation and deacclimation among tuber-bearing *Solanum* (Potato) species. J. Amer. Soc. Hort. Sci. 125 (2): 205-211.

Veilleux, R. E. 2005. Cell and tissue culture of potato (Solanaceae). Chapter 9 in: M. K. Razdan and A. K. Mattoo (eds.). Genetic improvement of solanaceous crops vol.1. Potato. Science Pub., Inc., Enfield, NH.

Visker, M. H. P. W. et al. 2003. Leaf position prevails over plant age and leaf age in reflecting resistance to late blight in potato. Phytopathology 93: 666-674.

Visser, R. G. F. et al. 2009. Sequencing the potato genome: outline and first results to come from the elucidation of the sequence of the world's third most important food crops. Am J. Potato Res. 86: 417-429.

Waara, S. and K. Glimelius. 1995. The potential of somatic hybridization in crop breeding. Euphytica 85: 217-233.

Wang, P. J. and C. Y. Hu. 1985. Potato tissue culture and its application in agriculture, pp. 503-577. In: P. H. Li (ed.). Potato physiology. Academic Pr., N. Y.

Ward, A. C. et al. 1994. Interspecific somatic hybrids between dihaploid *Solanum tuberosum* L. and the wild species *S. pinnatisectum* Dum. J. Exp. Bot. 45 (279): 1433-1440.

Wastie, R. L. 1994. Inheritance of resistance to fungal diseases of tubers, pp. 411-427. In: J. E. Bradshaw and G. R. Mackay. Potato genetics. CAB International, Bradfield, UK.

Watkinson, J. I. et al. 2006. Accessions of *Solanum tuberosum* ssp. *andigena* show differences in photosynthetic recovery after drought stress as reflected in gene expression profiles. Plant Sci. 171: 745-758.

Weber, B. N. and S. H. Jansky. 2012. Resistance to *Alternaria solani* in hybrids between a *Solanum tuberosum* haploid and S. *raphaniofolium*. Phytopathology 102 (2): 214-221.

Wegener, C. B., G. Jansen, H. U. Jurgens, and W. Schutze. 2009. Special quality traits of coloured potato breeeding clones: anthocyanins, soluble phenols and antioxidant capacity. J. Sci., Food Agr. 89 (2): 206-2015.

Wénzel, G. 1994. Tissue culture, pp. 173-195. In: J. E. Bradshaw and G. R. Mackay (eds.). Potato genetics. CAB International, Wallingford, UK.

Westedt. A. L., D. S. Douches, W. Pett, and E. J. Grafius. 1998. Evaluation of natural and engineered resistance mechanisms in *Solanum tuberosum* for resistance to *Phthorimaea operculella* (Lepidoptera: Gelechiidae). J. Eco. Ent. 91 (2): 552-556.

White, J. W. 1983. Pollination of potatoes under natural conditions. International Potato Center, Lima, Peru, Circ. 11 (2): 1-2.

Whitworth, J. L. et al. 2018. Resistance of potato breeding clones and cultivars to three species of potato cyst nematode. Plant Dis. 102 (11): 2120-2128.

Wiersema, H. T. 1972. Breeding for resistance, pp. 174-187. In: J. A de Box (ed.). Viruses of potato and seed potato production. Centre for Agr. Pub. Doc., Wageningen.

Wilson, C. R. and R. A. C. Jones. 1992. Resistance to phloem transport of potato leafroll virus in potato plants. J. Gen. Virol. 73 (12): 3219-3224.

Wilson, C. R. et al. 2008 Enhanced resistance to common scab of potato through somatic cell selection in cv. Iwa with the phytotoxin thaxtomin A. Plant Pathology 58 (1): 137-144.

Wilson, C. R. et al. 2010. Stable and extreme resistance to common scab of potato obtained through somatic cell selection. Phytophathology 100 (5): 460-467.

Wooster, P. and T. J. Dixon. 1987. Micropropagation - an aid in the production of new varieties, pp. 142-145. In: G. J. Jillis and D. E. Richardson (eds.). The production of new potato varieties: technological advances. Cambridge Univ. Pr., Cambridge.

Xie, X. et al. 2018. Rapid screening of potato cultivars tolerant to nitrogen deficiency using a hydroponic system. Amer. J. Potato Res. 95 (2): 157-163.

Xu, J. et al. 2013. The potato R10 resistance specificity to late blight is conferred by both a single dominant R gene and quantitative trait loci. Plant Breeding 132 (4): 407-412.

Yamada, T. et al. 1997. Characterization of somatic hybrids between tetraploid *Solanum tuberosum* L. and dihaploid *S. acaule*. Breeding Sci. 47 (3): 229-236.

Zarka, K. A. et al. 2010. Insertion and characterization of the cry1Ia1 gene in the potato cultivar Spunta for resistance to potato tuber moth. J. Amer. Soc. Hort. Sci. 135: 317-324.

Zhang, Y., C. S. Jung, and W. S. de Jong. 2009. Genetic analysis of pigmented tuber flesh in potato. Theo. Appl. Gen. 119 (1): 143-150.

Zimnoch-Guzowska, E. et al. 2000. QTL analysis of new sources of resistance to *Erwinia carotovora* ssp. *atroseptica* in potato done by AFLP, RFLP, and resistance gene-like markers. Crop Sci. 40 (4): 1156-1167.

Zimnoch-Guzowska, E., E. Lojkowska, and M. Pérombelon. 2005. Resistance to bacterial pathogens. Ch. 14 in: M. K. Razdan and A. K. Mattoo (eds.). Genetic improvement of solanaceous crops. Vol.1. Potato. Science Pub., Inc., Enfield, NH.

Zoteyeva, N., M. Chrazanoska, B. Flis, and E. Zimnoch-Guzowska. 2012. Resistance to pathogens of the potato accessions from the collection of N. I. Vavilov Institute of Plant Industry (VIR). Amer. J. Potato. Res. 89 (4): 277-293.

Zvomuya, F. and C. J. Rosen. 2002. Biomass partitioning and nitrogen use efficiency of 'Superior' potato following genetic transformation for resistance to Colorado potato beetle. J. Amer. Soc. Hort. Sci. 127 (4): 703-709.

صَدَر للمؤلف

صَدَر للمؤلف الكتب التالية:

أولاً: فى مجال أساسيات وتقنيات إنتاج وتداول الخضر

١- أساسيات إنتاج الخضر وتكنولوجيا الزراعات المكشوفة والمحمية (١٩٨٨). الدار العربية للنشر والتوزيع — ٩٢٠ صحة.

٢- تكنولوجيا الزراعات المحمية (الصوبات) (١٩٩٠). الدار العربية للنشر والتوزيع — ٣٣٥ صفحة.

٣- أساسيات إنتاج الخضر فى الأراضى الصحراوية (١٩٩٣). الدار العربية للنشر والتوزيع — ٢٨٥ صفحة.

٤- إنتاج وفسيولوجيا واعتماد بذور الخضر (١٩٩٤). الدار العربية للنشر والتوزيع — ٢٨٥ صفحة.

٥- أساسيات وفسيولوجيا الخضر (١٩٩٨). المكتبة الأكاديمية — ٥٩٦ صفحة.

٦- تكنولوجيا إنتاج الخضر (١٩٩٨). المكتبة الأكاديمية — ٦٢٥ صفحة.

٧- الأساليب الزراعة المتكاملة لمكافحة أمراض وآفات وحشائش الخضر (١٩٩٩). المكتبة الأكاديمية — ٥٨٦ صفحة.

٨- تكنولوجيا الزراعات المحمية (١٩٩٩). المكتبة الأكاديمية — ٥٣٥ صفحة.

٩- الممارسات الزراعية لمكافحة أمراض وآفات وحشائش الخضر: البدائل العلمية والعملية المتكاملة (٢٠١٠). الدار العربية للنشر والتوزيع — ٧٨٣ صفحة.

١٠- تكنولوجيا وفسيولوجيا ما بعد حصاد الخضر الثمرية (٢٠١١). الدار العربية للنشر والتوزيع — ٤٥٢ صفحة.

١١- تكنولوجيا وفسيولوجيا ما بعد حصاد الخضر غير الثمرية (٢٠١١). الدار العربية للنشر والتوزيع — ٤٦٤ صفحة.

١٢- أصول الزراعة العضوية: ما لها وما عليها (٢٠١١). الدار العربية للنشر والتوزيع — ٣٩٤ صفحة.

١٣- أصول الزراعة المحمية (٢٠١٢). الدار العربية للنشر والتوزيع — ٨٣٦ صفحة.

١٤- أساسيات وتكنولوجيا إنتاج الخضر (٢٠١٥). دار الكتب العلمية والدار العربية للنشر والتوزيع، ومكتبة أوزوريس، والمكتبة الأكاديمية — ٩٦٨ صفحة.

١٥- تداول الحاصلات البستانية: تكنولوجيا وفسيولوجيا ما بعد الحصاد (٢٠١٥). دار الكتب العلمية، والدار العربية للنشر والتوزيع، ومكتبة أوزوريس ، والمكتبة الأكاديمية— ٥٤٨ صفحة.

١٦- الأهمية الغذائية والطبية للخضروات. (٢٠١٥). دار الكتب العلمية والدار العربية للنشر والتوزيع، ومكتبة أوزوريس، والمكتبة الأكاديمية — ٣٧٨ صفحة.

١٧- تسميد محاصيل الخضر (٢٠١٦). دار الكتب العلمية، والدار العربية للنشر والتوزيع، ومكتبة أوزوريس، والمكتبة الأكاديمية– ٦٩٣ صفحة.

١٨- عوامل الشد البيئى ووسائل الحد من أضرارها: الحلول التكنولوجية لتحديات ومعوقات إنتاج الخضر فى الظروف البيئية القاسية. الدار العربية للنشر والتوزيع — القاهرة — ٦٤٨ صفحة.

١٩- بدائل المبيدات لمكافحة أمراض وآفات الخضر. الدار العربية للنشر والتوزيع — القاهرة — ٤٨٩ صفحة.

ثانيًا: فى مجال إنتاج محاصيل الخضر

١- الطماطم (١٩٨٨). الدار العربية للنشر والتوزيع — ٣٣١ صفحة.

٢- البطاطس (١٩٨٨). الدار العربية للنشر والتوزيع — ١٨٦ صفحة.

٣- البصل والثوم (١٩٨٨). الدار العربية للنشر والتوزيع — ١٩١ صفحة.

٤- القرعيات (١٩٨٩). الدار العربية للنشر والتوزيع — ٢٠٧ صفحات.

٥- الخضر الثمرية (١٩٨٩). الدار العربية للنشر والتوزيع — ٣٠١ صفحة.

٦- الخضر الثانوية (١٩٨٩). الدار العربية للنشر والتوزيع — ٣٩١ صفحة.

٧- الخضر الجذرية والساقية والورقية والزهرية (١٩٩٠). الدار العربية للنشر والتوزيع — ٣٧٤ صفحة.

٨- إنتاج محاصيل الخضر (١٩٩١). الدار العربية للنشر والتوزيع — ٧١٢ صفحة.

٩- إنتاج خضر المواسم الدافئة والحارة فى الأراضى الصحراوية (١٩٩٤). الدار العربية للنشر والتوزيع — ٢٨٨ صفحة.

١٠- إنتاج خضر المواسم المعتدلة والباردة فى الأراضى الصحراوية (١٩٩٤). الدار العربية للنشر والتوزيع — ٢٨٥ صفحة.

١١- الطماطم: تكنولوجيا الإنتاج، والفسيولوجى، والممارسات الزراعية، والحصاد والتخزين (١٩٩٨). الدار العربية للنشر والتوزيع — ٥١١ صفحة.

١٢- الطماطم: الأمراض والآفات ومكافحتها (١٩٩٨). الدار العربية للنشر والتوزيع — ٢١٠ صفحات.

١٣- إنتاج البطاطس (١٩٩٩). الدار العربية للنشر والتوزيع — ٤٤٦ صفحة.

١٤- إنتاج البصل والثوم (١٩٩٩). الدار العربية للنشر والتوزيع— ٣٧١ صفحة.

١٥- القرعيات: تكنولوجيا الإنتاج، والفسيولوجى، والممارسات الزراعية، والحصاد والتخزين (٢٠٠٠). الدار العربية للنشر والتوزيع — ٤٩٨ صفحة.

١٦- القرعيات: الأمراض والآفات ومكافحتها (٢٠٠٠). الدار العربية للنشر والتوزيع — ٣٣٠ صفحة.

١٧- إنتاج الفلفل والباذنجان (٢٠٠١). الدار العربية للنشر والتوزيع — ٣٣٦ صفحة.

١٨- إنتاج الخضر البقولية (٢٠٠١). الدار العربية للنشر والتوزيع — ٣٢٤ صفحة.

١٩- إنتاج الفراولة (٢٠٠٢). الدار العربية للنشر والتوزيع — ٣٨٨ صفحة.

٢٠- إنتاج الخضر الكرنبية والرمرامية (٢٠٠٣). الدار العربية للنشر والتوزيع — ٣٢٧ صفحة.

٢١- إنتاج الخضر الخيمية والعليقية والقلقاسية (٢٠٠٣). الدار العربية للنشر والتوزيع — ٣١٥ صفحة.

٢٢- إنتاج الخضر المركبة والخبازية والقلقاسية (٢٠٠٣). الدار العربية للنشر والتوزيع — ٣٠٠ صفحة.

٢٣- إنتاج الخضر الثانوية وغير التقليدية — الجزء الأول (٢٠٠٤). الدار العربية للنشر والتوزيع — ٣٠٤ صفحات.

٢٤- إنتاج الخضر الثانوية وغير التقليدية — الجزء الثانى (٢٠٠٤). الدار العربية للنشر والتوزيع — ٣٠٠ صفحة.

٢٥- إنتاج الخضر الثانوية وغير التقليدية — الجزء الثالث (٢٠٠٤). الدار العربية للنشر والتوزيع — ٤٢٤ صفحة.

٢٦- تكنولوجيا الإنتاج المتميز للطماطم (٢٠١٨). دار الكتب العلمية للنشر والتوزيع — القاهرة — ٢٠٨ صفحات.

٢٧- تحديات إنتاج وتصدير الطماطم ووسائل التغلب عليها (٢٠١٨). دار الكتب العلمية للنشر والتوزيع — القاهرة – ٣٣٥ صفحة.

٢٨- القرعيات: تكنولوجيا الإنتاج المتميز وتحدياته ووسائل التغلب عليها — ٤٢١ صفحة — نشر إليكترونى.

ثالثًا: فى مجال تربية النبات

١- أساسيات تربية النبات (١٩٩١). الدار العربية للنشر والتوزيع — ٦٨٢ صفحة.

٢- تربية محاصيل الخضر (١٩٩٢). الدار العربية للنشر والتوزيع — ٨٠٠ صفحة.

٣- تربية النباتات لمقاومة الأمراض والآفات (١٩٩٣). الدار العربية للنشر والتوزيع — ٣٧٨ صفحة.

٤- الأساس الفسيولوجى للتحسين الوراثى فى النباتات: التربية لزيادة الكفاءة الإنتاجية وتحمل الظروف البيئية القاسية (١٩٩٥). المكتبة الأكاديمية — ٣٢٨ صفحة.

٥- الأسس العامة لتربية النبات (٢٠٠٥). الدار العربية للنشر والتوزيع — ٤٧٧ صفحة.

٦- طرق تربية النبات (٢٠٠٥). الدار العربية للنشر والتوزيع — ٣٩٣ صفحة.

٧- تحسين الصفات الكمية: الإحصاء البيولوجى وتطبيقاته فى برامج تربية النبات (٢٠٠٥). الدار العربية للنشر والتوزيع — ٢٥١ صفحة.

٨- التكنولوجيا الحيوية وتربية النبات (٢٠٠٧). الدار العربية للنشر والتوزيع — ٧٨٣ صفحة.

٩- تطبيقات تربية النبات فى مكافحة الأمراض والآفات (٢٠٠٨). الدار العربية للنشر والتوزيع — ٥٨٥ صفحة.

١٠- تربية النبات لتحمل الظروف البيئية القاسية (٢٠١٢). الدار العربية للنشر والتوزيع — ٥٤٤ صفحة.

١١- مبادئ تربية محاصيل الخضر (٢٠١٧). الدار العربية للنشر والتوزيع — ٢٥٧.

١٢- أساسيات تربية الطماطم (٢٠١٧). الدار العربية للنشر والتوزيع — ١٨٠ صفحة.

١٣- تربية الطماطم لتحسين المحصول وصفات الجودة (٢٠١٧) . الدار العربية للنشر والتوزيع — ١٤٤ صفحة.

١٤- تربية الطماطم لتحمل الظروف البيئية القاسية (٢٠١٧). الدار العربية للنشر والتوزيع — ١٦٠ صفحة.

١٥- تربية الطماطم لمقاومة الأمراض والآفات (٢٠١٨). الدار العربية للنشر والتوزيع — القاهرة — ٣٠٣ صفحات.

١٦- أساسيات تربية القرعيات (٢٠١٨) — ٢٠٨ صفحات — نشر إليكترونى.

١٧- تربية القرعيات لتحسين المحصول وصفات الجودة وتحمل الظروف البيئية القاسية (٢٠١٩) ١١٨ صفحة — نشر إليكترونى.

١٨- تربية القرعيات لمقاومة الأمراض والآفات (٢٠١٩) — ٢٣٤ صفحة — نشر إليكترونى.

١٩- تربية البطاطس (٢٠٢٠) — ٣٨٧ صفحة — نشر إليكترونى.

رابعًا: فى مجال أصول البحث العلمى والكتابة العلمية

١- أصول البحث العلمى — الجزء الأول: المنهج العلمى وأساليب كتابة البحوث والرسائل العلمية (١٩٩٦). المكتبة الأكاديمية — ٤١٧ صفحة.

٢- أصول البحث العلمى — الجزء الثانى: إعداد وكتابة ونشر البحوث والرسائل العلمية (١٩٩٦). المكتبة الأكاديمية — ٢٧٣ صفحة.

٣- أصول إعداد ونشر البحوث والرسائل العلمية (٢٠٠٨). الدار العربية للنشر والتوزيع — ٧٧٠ صفحة.

المؤلف فى سطور



دكتور أحمد عبد المنعم حسن – أستاذ الخضر المتفرغ بكلية الزراعة، جامعة القاهرة – من مواليد محافظة البحيرة – جمهورية مصر العربية - ١٩٤٢.

حصل على البكالوريوس من جامعة الإسكندرية بتقدير ممتاز مع مرتبة الشرف الأولى عام ١٩٦٢، والماجستير من جامعة ولاية نورث كارولينا ١٩٦٦، والدكتوراه من جامعة كورنل بالولايات المتحدة ١٩٧٠.

عمل بالتدريس وإجراء الأبحاث العلمية فى جامعات القاهرة، والإسكندرية، وبغداد، والإمارات العربية المتحدة.

أشرف على عديد من طلبة الدراسات العليا فى جامعات القاهرة، وعين شمس، وبغداد، وشارك فى مناقشة عديد من رسائل الماجستير والدكتوراه، وفى تقييم المتقدمين للترقيات العلمية فى عديد من الجامعات المصرية والعربية.

عضو عديد من اللجان والجمعيات العلمية المحلية والعالمية.

له ٧٠ مؤلفًا علميًّا وأكثر من ٨٢ بحثًا علميًّا منشورة فى الدوريات العلمية المحلية والعالمية، إضافة إلى حوالى ٣٠ نشرة إرشادية.

ساهم فى النشاط العلمى والتعليمى والإدارى فى الكليات الزراعية التى عمل بها.

شارك كخبير زراعى فى عديد من الأنشطة الاستشارية الزراعية محليًّا وعربيًّا، وفى عديد من المشاريع الزراعية لهيئة المعونة الأمريكية.

حصل على جائزة الدولة التشجيعية ووسام العلوم والفنون من الطبقة الأولى (أكاديمية البحث العلمى – مصر) عام ١٩٨٤، وأربع جوائز عن التأليف العلمى الزراعى (وزارة الزراعة – مصر) عام ١٩٨٤ والجائزة الأولى لندوة الثقافة والعلوم (دبى) عام ١٩٩١.